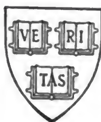

A
B
Lehrbuch der vergleichenden
Anatomie der wirbellosen Thiere
Arnold Lang, Karl Hescheler


VE RI
TAS

LEHRBUCH

DER

VERGLEICHENDEN ANATOMIE

DER

WIRBELLOSEN THIERE

VON

ARNOLD LANG,

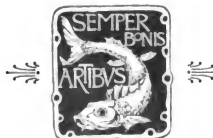
O. PROFESSOR DER ZOOLOGIE UND VERGLEICHENDEN ANATOMIE AN DER UNIVERSITÄT UND AM EIDGENÖSSISCHEN POLYTECHNIKUM IN ZÜRICH.

ZWEITE UMGEARBEITETE AUFLAGE.

ZWEITE LIEFERUNG: **PROTOZOA**

VOLLSTÄNDIG NEU BEARBEITET VON ARNOLD LANG.

MIT 259 ABBILDUNGEN.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1901.

Inhaltsverzeichniss.

Protozoa, Urthiere.

I. KAPITEL.

Protozoa. Urthiere.

Einleitung. Die Zelle.

Der Ausgangspunkt alles organischen Lebens und aller organischen Formbildung ist die Zelle. Die einfachsten Organismen, die einfachsten Thiere (Protozoa) und die einfachsten Pflanzen (Protophyta) sind weiter nichts als selbständig und unabhängig lebende Zellen. Auch bei jeder höheren Thier- und Pflanzenart kehrt mit jeder neuen Generation oder nach Ablauf einer Anzahl von Generationen ein einzelliges Stadium wieder. Jeder höhere Organismus ist aus Zellen zusammengesetzt, bildet einen Zellenstaat, dessen Angehörige durch successive Fortpflanzung (Theilung) aus einer Zelle hervorgegangen sind.

So ist die Zelle der Elementarorganismus, das Individuum auf der niedersten Individualitätsstufe.

Die höheren Organismen (Metazoen und Metaphyten) sind Zellenstaaten mit weit gehender Arbeitstheilung zwischen den Zellen und in Folge dessen mit weitgehendem Polymorphismus derselben. Jeder Vogel, jeder Fisch, jede Schnecke, der Mensch ist ein solcher Zellenstaat. Ein solcher Zellenstaat steht auf einer höheren Individualitätsstufe.

In diesem Kapitel wollen wir die selbständig lebenden thierischen Zellen, die Protozoen oder Urthiere, die zeitlebens auf der ersten oder niederen Individualitätsstufe verharren, untersuchen.

Zur vorläufigen Orientirung aber müssen wir zunächst erfahren, was man heutzutage unter einer Zelle versteht.

Jede Zelle besteht aus drei wesentlichen Bestandtheilen, dem Protoplasma, dem Kern (Nucleus) und dem Centrosoma.

1) Das Protoplasma ist eine schleimig-zähflüssige Masse, die aus einem complicirten Stoffgemenge besteht. Die wichtigsten Träger des Lebens in diesem Stoffgemenge, das sicher eine sehr complicirte feinste Organisation hat, sind Eiweisskörper (Proteinsubstanzen), zusammengesetzt aus Kohlenstoff, Wasserstoff, Stickstoff, Sauerstoff und Schwefel. Das Protoplasma enthält sehr viel Wasser und ferner verschiedene Salze. Immer finden sich in ihm Producte seiner Lebensthätigkeit (des Stoffwechsels): Zucker, Dextrin, Chole-

stearin, Lecithin, Fette, Milchsäure, Harnstoffe u. s. w. Im Protoplasma treten kleinere oder grössere Vacuolen, mit Zellflüssigkeit erfüllt, auf.

2) Im Protoplasma der Zelle eingebettet liegt der Kern, gewöhnlich in der Einzahl, in einigen Fällen auch in der Mehrzahl. Es ist ein vom Protoplasma differentes Gebilde, dessen wichtigster Bestandtheil ein geformter ist, das Chromatin oder Nuclein. Das Chromatin, ebenfalls eine Proteinsubstanz, hat die Eigenschaft, sich im geronnenen Zustande in gewissen (besonders sauren) Farbstofflösungen intensiv zu färben. Es findet sich im Kerne in verschiedener Form, in Form von Fäden, von kleineren oder grösseren Körnchen, oder in Form eines Gerüstes oder als ein einziges, grösseres homogenes Körperchen, das dann meist für sich allein fast den ganzen Kern bildet.

Eine weitere, wie es scheint immer im Kern vorkommende, geformte Substanz ist das Paranuclein oder Pyrenin, ein Proteinkörper, der sich ebenfalls, besonders in ammoniakalischen Farblösungen, stark färbt. Sie tritt meist in Form eines relativ grossen Kügelchens in der Ein- oder Mehrzahl auf und ist im Kerne der Gewebszellen als sogenanntes Kernkörperchen, besonders aber im Kerne (Keimbläschen) der Eizellen als Keimfleck schon lange bekannt.

Ausser dem Chromatin und dem Paranuclein findet sich im Kerne noch eine plasmatische Substanz, die sich nicht oder nur wenig mit gelösten Farbstoffen imbibirt. Sie bildet meist eine zarte, bisweilen kaum nachweisbare bläschenförmige Hülle des Kernes (Kernmembran) und durchsetzt dessen Binnenraum in Form eines zarten Netzwerkes oder eines schwammigen Wabengerüstes, in dessen Fäden oder Wänden die Chromatin- und Paranucleinelemente eingebettet liegen. Diese Substanz heisst Linin. Die Lücken in dem Netzwerk oder Wabengerüste sind erfüllt von einer homogenen, glashellen Flüssigkeit, dem Kernsaft. Von der grösseren oder geringeren Menge des Kernsaftes hängt es ab, ob ein Kern deutlich bläschenförmig entwickelt ist oder nicht. Tritt der Kernsaft ganz zurück, so erscheint der Kern als ein compactes Klümpchen von chromatischer und Paranucleinsubstanz. Ein und dieselbe Zelle kann zu verschiedenen Perioden den Kern in verschiedenen Formzuständen zeigen. Indem sich dabei das Chromatin an Masse gleichbleibt, nimmt bei reichlich auftretendem Kernsaft der bläschenförmig werdende Kern bedeutend an Umfang zu. Bei austretendem Kernsaft hingegen wird der compact werdende Kern oft ausserordentlich klein. (Beispiel: Kopf der meisten Spermatozoen.)

Die Kerne sind nicht immer kugelig, sondern sie können in sehr verschiedener Form auftreten, schlauchförmig, hufeisenförmig, ja verästelt sein.

3) Der dritte Bestandtheil der Zelle, der bei den Metazoen immer vorzukommen scheint, bei den Protozoen aber meistens (nicht immer!) fehlt oder sich noch nicht vom Kerne selbständig gemacht hat, ist ein winzig kleines Kügelchen, das dicht am Kerne liegt, sich in den zum Färben der Kerne verwendeten Farbstofflösungen nicht färbt, durch gewisse andere aber gefärbt werden kann. Es ist das Centrosoma. Es spielt bei der Zelltheilung eine überaus wichtige Rolle.

Die Zellhaut oder Zellmembran, welche das Protoplasma der Zelle an seiner Oberfläche absondern oder in die sich die oberflächlichste Schicht des Protoplasmas verwandeln kann, ist kein wesentlicher Bestandtheil der Zelle.

Das Leben der Zelle äussert sich zunächst:

1) In der fundamentalen, jeglicher Lebenssubstanz zukommenden Fähigkeit der Assimilation, d. h. die verschiedenen Proteinbestandtheile der Zelle (Plasma, Chromatin, Paranuclein, Centrosoma) vermögen fremde gelöste Substanzen (Nahrung) von bestimmter chemischer Zusammensetzung in neue, mit der eigenen übereinstimmende Substanz umzuwandeln, die selbst wieder assimiliren kann. Die thierische Zelle vermag nur schon vorgebildete organische Substanzen zu assimiliren, und eine Neubildung eigener Proteinsubstanz kann ohne Zufuhr stickstoffhaltiger organischer Nahrung (Proteinsubstanzen) nicht stattfinden. Die Thiere sind also mit Bezug auf ihre Nahrung auf andere Thiere oder, in letzter Linie, auf die Pflanzen angewiesen.

2) In der Fähigkeit der Verdauung. Jedes einzellige thierische Wesen, ferner gewisse Gewebszellen der höheren Thiere sondern chemische Stoffe, Sekrete oder Fermente, ab, welche geeignete feste Nahrung in flüssige Form überführen, d. h. verdauen. Nur flüssige Nahrung kann assimilirt werden.

3) In der Fähigkeit der Excretion. Während der Lebensthätigkeiten der Zelle entstehen gewisse Stoffe (Producte des Stoffwechels), die für sie unnütz, oder die ihr schädlich sind (z. B. Harnstoff). Die Zelle hat die Fähigkeit, sich solcher Stoffe zu entledigen.

4) In der Fähigkeit der Athmung. Die Zelle nimmt aus den umgebenden Medien Sauerstoff auf, den sie gebraucht, um Proteine oder andere im Plasma gebildete Körper, sogenannte Respirationsmittel (Kohlehydrate, Fette) zu oxydiren. Die lebendige Kraft, die dabei frei wird, ist Bewegungsarbeit oder Wärme. Die beim Oxydationsprocess gebildete Kohlensäure wird wieder ausgeathmet.

5) In Bewegungserscheinungen. Im einfachsten Falle äussern sie sich in einer gegenseitigen Verschiebung der Plasmapartikelchen. Eine solche kann stattfinden, ohne dass dabei die Zelle ihre äussere Gestalt verändert. Sie kann aber auch eine Veränderung der Form der Zelle herbeiführen. Wenn bei Amöben und amöboid beweglichen Zellen ein Theil des Plasmas nach einer Richtung gegen die Oberfläche strömt, bildet sich an dieser Stelle ein sich verlängernder Plasmafortsatz, während an einer anderen Stelle durch Zurückströmen von Plasma ein amöboider Fortsatz zurückgezogen wird. Dadurch kommt auch Ortsbewegung zu Stande.

6) In der Reizbarkeit. Auf äussere Reize irgend welcher Art (thermische Reize, Lichtreize, elektrische, akustische, mechanische, chemische Reize) reagirt die Zelle in bestimmter Weise (z. B. durch bestimmte Bewegungen, durch bestimmte Veränderungen im Stoffwechsel etc. etc.).

7) Im Wachsthum. Wird bei überreichlicher Assimilation mehr lebende Substanz gebildet, als beim Stoffwechsel eingebüsst wird, so vergrössert sich die Zelle, sie wächst.

8) In der Fortpflanzung. Wachsthum über ein gewisses individuelles Maass hinaus führt zu einer Theilung der Zelle (ihres Plasmas, ihres Kernes, ihres Centrosoma), d. h. zu einer Vermehrung, einer Fortpflanzung derselben.

Man unterscheidet zwei Hauptarten der Zelltheilung: 1) Zelltheilung mit indirecter Theilung des Kernes (Mitose, Karyokinese) und 2) Zelltheilung mit directer Theilung des Kernes (Amitose).

A. Theilung mit Mitose des Kernes, Fig. 1 *A—J*.

1. Phase. Die im Kerngerüst zerstreuten Chromatinkörnchen (*A*) reihen sich aneinander und bilden schliesslich einen langen, knäuelförmig gewundenen Chromatinfaden (*B*), der an einzelnen Stellen unterbrochen sein kann. Anfänglich ist der Faden, den Körnchen aus denen er sich zusammensetzt entsprechend, höckrig, mit rauher Oberfläche, dann wird er glatt (*C*), verkürzt sich etwas und verdickt sich dabei. Seine

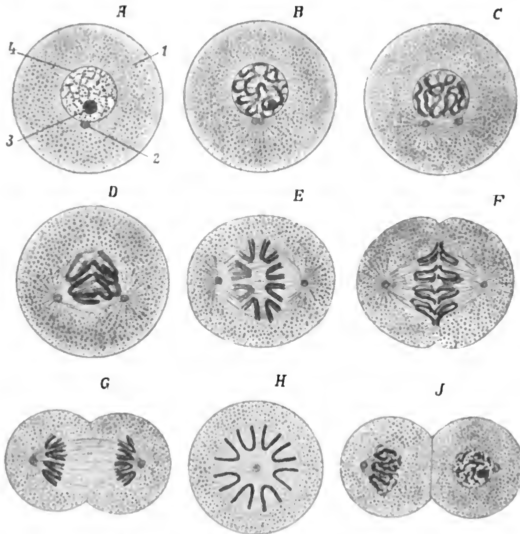


Fig. 1. *A—J* **Schema der Zelltheilung** mit mitotischer Kerntheilung. *1* Protoplasma, *4* bläschenförmiger Kern mit den Chromatinkörnchen im Liningerüst, *3* Kernkörperchen = Paranuclein, *2* Centrosoma. *H* Optischer Querschnitt in der Aequatorialebene. Original.

Färbbarkeit nimmt zu. Das oder die Kernkörperchen werden kleiner und verschwinden schliesslich. Der Chromatinfaden zertheilt sich in eine gewisse Anzahl gleich langer Stücke, die Kernsegmente oder Chromosomen (*D*). Die Zahl dieser Segmente ist bei den verschiedenen Thierarten verschieden, für die Zellen einer und derselben Thierart aber bestimmt und constant.

Um das der Kernmembran dicht anliegende Centrosoma beginnt sich im Plasma eine strahlenförmige Anordnung auszubilden, anfangs ganz klein, dann immer weiter um sich greifend und deutlicher werdend (*B, C, D*). Es entsteht, was man nennt die Strahlenfigur (Aster). Jetzt theilt sich das Centrosoma in zwei, die sofort auseinander zu rücken beginnen. Beide Centrosomen bleiben miteinander durch achromatische Fäden verbunden, welche die sogenannte Kernspindel darstellen, einen Doppelkegel von Fäden, dessen beide Spitzen die beiden Centrosomen berühren.

2. Phase. Die Kernmembran löst sich auf (*C, D*), und der Kernsaft vertheilt sich im Plasma. Die beiden Centrosomen weichen weiter auseinander, dabei bleibt jedes das Centrum eines besonderen Strahlensystems. Die gegen die Chromosomen gerichteten Strahlen, die sich an ihnen zu befestigen scheinen, bilden sich besonders deutlich aus. Die Kernspindel vergrössert sich. Schliesslich sind die Centrosomen (= Polkörperchen) so auseinandergerückt, dass sie, die Form der ganzen Zelle mit einem Ellipsoid verglichen, die Lage der beiden Brennpunkte einnehmen würden. Die Chromosomen verändern ihre Gestalt und ihre Anordnung. Sie bekommen die Gestalt von Schleifen und ordnen sich in der Aequatorialebene der Zelle derart an, dass sie sich im Kreise um die Spindelaxe gruppiren, wobei die Spitzen (die Winkel) der Schleifen unwandelbar gegen die Spindelaxe, die beiden Schenkel aber gegen die Peripherie der Aequatorialebene gerichtet sind (*E, H*). Inzwischen ist an den Chromatinschleifen noch eine weitere, hochwichtige Veränderung aufgetreten. Eine jede Schleife hat sich der Länge nach gespalten. Die beiden Tochterschleifen einer Mutterschleife liegen aber noch dicht aneinander.

3. Phase. Die beiden Tochterschleifen einer jeden Mutterschleife rücken auseinander, die eine gegen das eine Centrosoma (Polkörperchen), die andere gegen das andere zu. Der Vorgang beginnt zuerst an den Winkeln der Schleifen und schreitet von da gegen die freien Enden der beiden Schenkel fort (*F*). Schliesslich haben sich die beiden Gruppen von Tochterschleifen ihren respectiven Centrosomen dicht genähert, wie wenn sie von ihnen angezogen worden wären (*G*). Beide Gruppen bleiben durch parallel der Spindelaxe verlaufende achromatische Verbindungsfäden in Zusammenhang.

4. Phase. An der Oberfläche des Zellenleibes bildet sich eine äquatoriale Ringfurche (*G*), die immer tiefer in das Protoplasma einschneidet, bis schliesslich die Zelle in zwei Hälften, die beiden Tochterzellen, getheilt wird (*J*). Zu jeder Tochterzelle gehört, abgesehen von der Hälfte des Protoplasmas der Mutterzelle, ein Chromosoma und die eine Hälfte der Tochterschleifen. Während der Theilung der Zelle sind die Schleifen unregelmässig geworden, haben eine höckrige Oberfläche bekommen, Auszackungen gebildet. Ihre regelmässige Anordnung hat sich verwischt. Sie zerfallen nun in Stücke, in Chromatinkörner. In jeder Tochterzelle werden die von der ihr angehörenden Hälfte von Tochterschleifen herrührenden Chromatinkörner von einer zarten Membran, der neu auftretenden Kernmembran, eingehüllt. Durch Aufnahme von Kernsaft aus dem Plasma wird jeder neugebildete Kern grösser und bläschenförmig. Man kann in seinem Innern jetzt wieder das Kerngerüst erkennen, welchem die Chromatinkörnchen eingebettet sind. Es bildet sich wieder ein neues Kernkörperchen (oder deren mehrere). Das Strahlensystem im Plasma wird undeutlich und

erlöscht nach vollendeter Theilung der Zelle. Das Centrosoma schmiegt sich aussen an die Kernmembran an und kommt in eine kleine Einbuchtung derselben zu liegen. Die Zelltheilung ist vollendet, und die Kerne der beiden Tochterzellen sind in das Ruhestadium eingetreten.

B. Theilung der Zelle mit directer Kerntheilung.

Dieser Theilungsmodus ist viel seltener als der eben beschriebene. Es giebt Forscher, welche die directe Kerntheilung, wenigstens bei den Metazoen, für ein Zeichen beginnender Degeneration halten. Bei der directen Kerntheilung behält der Kern die Structur bei, die er im ruhenden Zustand hat: keine Auflösung der Kernmembran, keine Strahlung, keine Bildung einer Kernspindel, keine Bildung von Schleifen etc. Der Kern bekommt in der Richtung der Theilungsebene einfach eine Einschnürung, wird hantel- oder sanduhrförmig, und die letzte Verbindungsbrücke zwischen den beiden Hälften zerreisst schliesslich. Der Kerntheilung folgt die Zelltheilung in der oben geschilderten Weise auf dem Fusse nach. Ueber das Schicksal des Centrosoma ist man noch nicht genügend orientirt.

Protozoa. Urthiere.

Systematische Uebersicht.

I. Klasse. **Sarcodina.** Sarkodethierchen.

Protozoen mit nacktem Zellenleib. (Auch bei den beschalten Formen tritt ein Theil des Protoplasmas ausserhalb der Schale nackt zu Tage.) Im Dienste der Bewegung und Nahrungsaufnahme stehen formveränderliche, nicht schwingende Fortsätze des Protoplasmas. Zellenmund fehlt. Fortpflanzung durch Sporenbildung, Knospenbildung und Theilung.

A. Ohne Körnchenströmung auf den Protoplasmafortsätzen.

I. Unterklasse. **Lobosa.**

Nackt oder beschalt; Protoplasmafortsätze sind Lobopodien (breitfingerförmig). Mit contractiler Blase. Vorwiegend Süsswasserbewohner.

I. Ordnung. Amoebaea (Gymnamoebaea).

Nackte Formen: Amoeba (Fig. 2), Paramoeba, Dactylosphaera.

II. Ordnung. Testacea (Thecamoebaea).

Beschalte Formen: Arcella (Fig. 3 C), Difflugia (Fig. 3 D), Pontigulasia, Lecqeureusia, Quadrula (Fig. 3 A), Hyalosphenia (Fig. 3 B), in die Nähe gehört Trichosphaerium (Fig. 4) (marin).

II. Unterklasse. **Filosa.**

Stets beschalt. Pseudopodien spitz fadenförmig, aber gar nicht oder nur in sehr geringem Grade zur Verschmelzung neigend.

I. Ordnung. Amphistomina.

Schale mit 2 Mündungen. Diplophrys, Ditrema, Amphitrema.

II. Ordnung. Monostomina.

Schale mit nur einer Mündung. Hyalopus, Microgromia, Platoum, Plectophrys, Euglypha, Trinema, Paulinella, Cyphoderia.

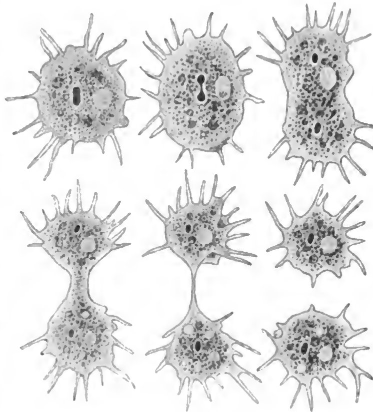


Fig. 2. **Amoeba polypodia** M. SCHULTZE, ca. $^{250}/_{1}$. In den successiven Stadien der Theilung. Die helle Stelle ist die pulsirende Vacuole, der dunkle Fleck der Kern, nach F. E. SCHULZE, 1875.

B. Mit Körnchenströmung auf den fadenförmigen Pseudopodien,

die, sehr stark zu Verschmelzungen neigend (excl. Heliozoa), zu Netzwerken zusammenfliessen.

III. Unterklasse. **Rhizopoda** (Reticulosa).

Fast ausschliesslich Meeresthiere, Schale fehlend, chitinig, sandig oder kalkig.

I. Ordnung. Nuda.

Nackte Formen: Protogenes, Biomyxa, Pontomyxa, Protomyxa, Gymnophrys, Arachnula, Myxodictyum.

II. Ordnung. Foraminifera (Thalamophora).

Beschalte Formen.

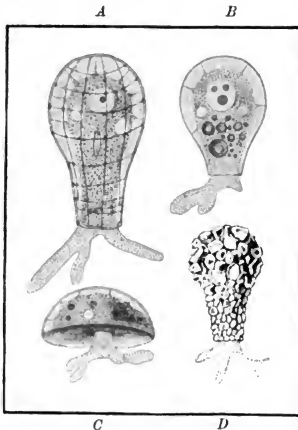


Fig. 3. *A* **Quadrula symmetrica**, nach F. E. SCHULZE; *B* **Hyalosphenia lata**, nach F. E. SCHULZE; *C* **Arcella vulgaris**, nach HERTWIG und LESSER; *D* **Difflugia pyriformis**, nach WALLICH, completirt.

1. Familie. Rhabdamminidae.

Schale chitinig oder aus Fremdkörpern zusammengesetzt, in der Regel von erheblicher Grösse, einkammerig, oft verzweigt oder strahlenförmig, manchmal durch Schaleneinschnürung segmentirt, aber niemals

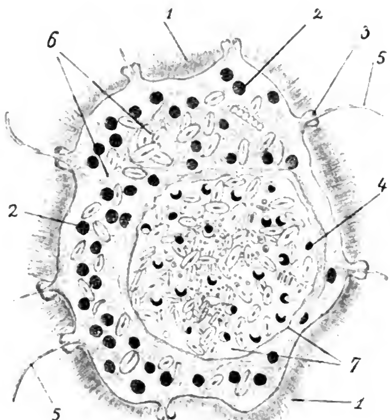


Fig. 4. **Trichosphaerium sieboldi** SCHN., nach SCHAUDINN, 1899. Schnitt durch einen Schizonten. Vergrösserung 500/1. Das Thier hat einen anderen Schizonten derselben Art (7) gefressen, welcher bis auf die Hülle, die Kerne und die unverdaulichen Nahrungsreste verdaut ist. Daneben andere Nahrungseinschlüsse (Diatomeen). *1* Stäbchen der Hülle, *2* Kerne des verdauenden Trichosphaerium, *3* Pseudopodienöffnungen, *4* Kerne des gefressenen Trichosphaerium, *5* Pseudopodien, *6* aufgenommene Nahrung (Diatomeen).

wirklich gekammert: nie dicht oder regelmässig perforirt, mit einer oder doch nur wenigen Mündungen. Wahrscheinlich die ursprünglichsten Formen der Foraminifera. Myxotheca, Gromia (Süsswasser) (Fig. 5 A), Lieberkühnia (Süsswasser), Dentrotuba, Salpicola (parasitisch in Salpen), Astrorhiza (Jura), Sacammina (schon im Jura), Rhizammina, Rhabdammina, Hippocrepina, Girvanella (Silur).

2. Familie. Ammodiscidae.

Einfache, monothalame, aber manchmal unregelmässig segmentirte Röhren mit mehr oder weniger vollständiger spiraler Einrollung. Imperforat. 1) Sandschalige Formen: Lituotuba, Ammodiscus (Fig. 6) (seit Steinkohle). 2) Kalkschalige Formen: Cornuspira (seit Kohlenkalk).

3. Familie. Spirillinidae.

Spiralig gewundene, perforirte Kalkröhren, welche in ihrer höchsten Entwickelung durch Ausbildung säckchenartiger Ausstülpungen ihrer peripheren Röhrenwand kammerartige Räume erzeugt haben. Spirillina (Jura), Patellina (Fig. 7), [fossil seit Kreide].

4. Familie. Nodosinellidae.

Schale sandig oder mehr oder weniger kalkig. Perforat oder imperforat: polythalam, aus einer gerade gestreckten oder doch nur wenig gebogenen Reihe einzelner Kammern zusammengesetzt. Muthmaassliche

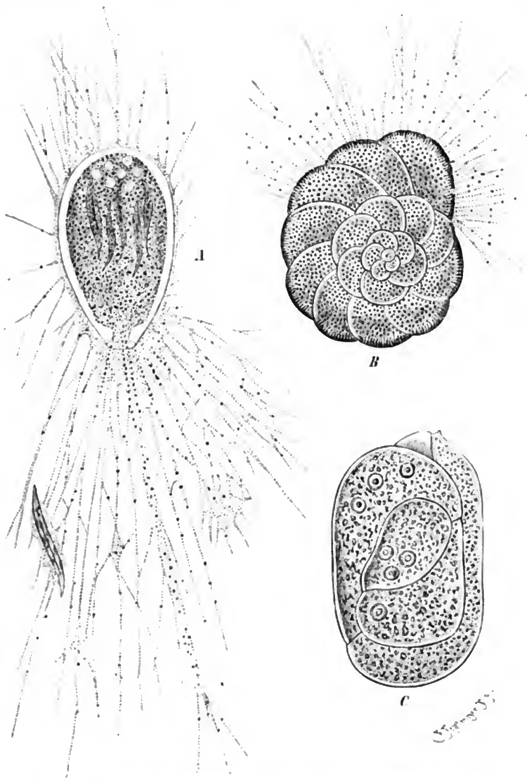


Fig. 5. *A* **Gromia oviformis**, nach M. S. Schulze; *B* **Rotalia freyeri**, nach M.-S. Schulze; *C* **Miliola**, nach R. Hertwig. Im Inneren des Protoplasmas in den Kammern die Kerne.

Vorfahren aller höheren Foraminiferen. **Nodosinella** (Kohlenkalk), **Nodulina** (incl. **Reophax**, Fig. 8) [fossil im Jura].

5. Familie. **Miliolinidae.**

Schale polythalam mit Ausnahme der Embryonalkammer von Pene-

Fig. 6.

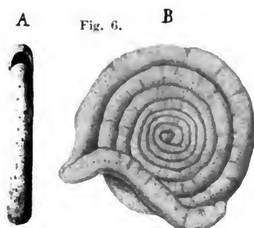


Fig. 6. **Ammodiscus.** *A* **Ammod. incertus** D'ORBIGNY spec., von der schmalen Seite. *B* **Ammod. tenuis** BRADY, von der Fläche, Durchmesser ca. 3 mm. Nach BRADY, 1884.

Fig. 7.

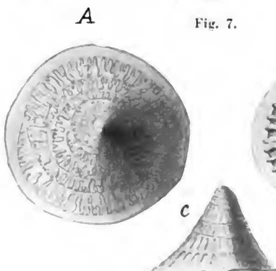


Fig. 7. **Patellina corrugata** WILLIAMSON. *A* Von oben (von der Spitze), *B* von unten (von der Basis), *C* von der Seite. Vergrösserung 90/1 — 115/1, nach BRADY, 1884.

Fig. 8.

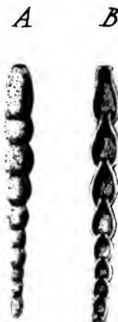


Fig. 9.

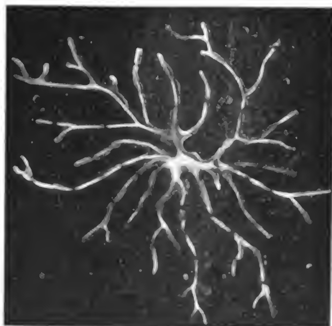


Fig. 8. **Nodulina (Reophax) nodulosa** BRADY. *A* Mit intacter Schale, *B* der Länge nach geöffnet, um die Kammerung zu zeigen. Vergrösserung ca. 10/1, nach BRADY, 1884.

Fig. 9. **Calcituba polymorpha** ROBOZ. Sternförmiges Individuum, aus einem Plasmodium entstanden. Vergrösserung ca. 50/1, nach SCHAUDINN, 1895.

roplis; imperforat; in der Regel kalkig, porcellanartig, manchmal mit Sand untermengt oder vollständig sandig; im brackischen Wasser chitinig oder chitinig-sandig; in grossen Tiefen zu einer dünnen homogenen, kieseligen Schalenhaut sich verändernd. Die kugelige Embryonalkammer mit einem schlauchförmigen Kanal, an den sich dann erst die folgende Kammer ansetzt. Nubecularia (seit Trias), Calcituba (Fig. 9), Biloculina (Fig. 10) [seit Trias], Triloculina (seit Jura), Quinqueloculina (seit Kreide), Peneroplis (seit Eocän), Spiroloculina (Fig. 12), Hauerina (Kreide und Miocän), Alveolina (seit Kreide).

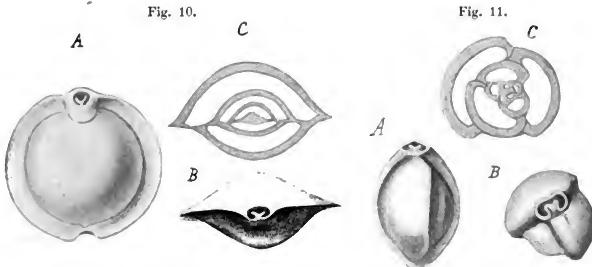


Fig. 10. **Biloculina depressa** D'ORBIGNY. *A* Von der Fläche; *B* von der Seite der Schalenöffnung; *C* Querschnitt der Schale. Vergrösserung $^{30}/_{1}$, nach BRADY, 1884.

Fig. 11. **Miliolina trigonula** LAMARCK. *A* Laterale Ansicht, *B* von der Seite der Schalenmündung, *C* Querschnitt der Schale. Bei *A* und *B* Vergrösserung $^{30}/_{1}$, bei *C* $^{18}/_{1}$, nach BRADY, 1884.

6. Familie. Orbitolitidae.

In den letzten Kammerreihen cyclisches Wachsthum. Kammern in Unterkammern getheilt. Die Kalkschale bald perforat, bald imperforat. Orbitolites (Fig. 13) [seit Lias], Orbiculina (seit jüngerem Tertiär) Orbitoides (oberste Kreide bis Miocän).

7. Familie. Textularidae.

Schalen sandig, kalkig sandig oder rein kalkig, meist perforat, selten imperforat. Kammern in zwei oder mehr alternirenden Reihen, welche bei den höheren Formen spiral aufgewunden sind. Textularia (Fig. 14) (Steinkohle bis Jetztzeit), Spiroplecta (seit dem Gault), Clavulina (seit dem Eocän), Bulimina (seit oberen Trias), Cassidulina (seit Eocän).

8. Familie. Nodosaridae.

Schale stets kalkig, sehr fein perforirt; Kammern perlschnurartig aneinander gereiht in gerader, gekrümmter oder planospiral gewundener Reihe. Nodosaria (Fig. 15 E, F, G, H) [seit unterem Silur], Lingulina (seit Lias), Rhabdogonium (seit Lias). Lagena (Fig. 15 A,

Fig. 12.

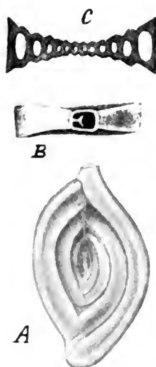


Fig. 13.

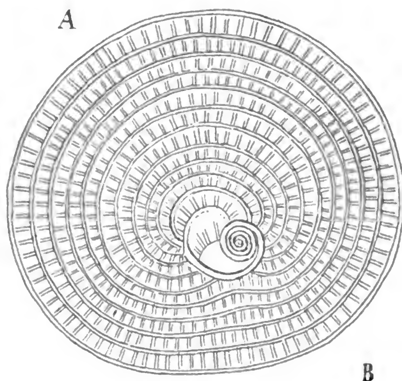


Fig. 12. **Spiroloculina limbata** D'ORBIGNY. *A* Flächenansicht, *B* von der Seite der Schalenmündung, *C* Querschnitt der Schale. Vergrösserung $^{30}/_{1}$, nach BRADY, 1884.

Fig. 13. **Orbitolites tenuissima** CARPENTER, nach BRADY, 1884, etwas schematisirt. *A* Flächenansicht, *B* von der schmalen Seite; man sieht die Randporen. Vergrösserung $^{20}/_{1}$.

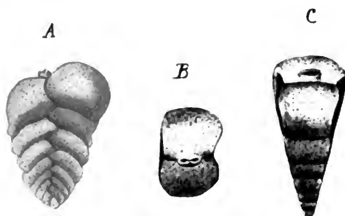


Fig. 14. **Textularia concava** KARRER. *A* Von der Breitseite, *B* von der Seite der Schalenmündung, *C* von der schmalen Seite. Vergrösserung $^{35}/_{1}$, nach BRADY, 1884.

B, C, D) [sicher seit Lias]. Schale einkammerig, oft mit langem Mündungshalse, der entweder nach aussen (e c t o s o l e n e Formen) oder nach innen (e n t o s o l e n e Formen) gerichtet ist. Sind ursprünglich aus Nodosarien mit perlschnurartig aneinander gereihten Kammern durch Trennung der einzelnen Kammern entstanden. Bei der Neubildung einer Kammer trennt sie sich sofort als monothalame Schale ab. C r i s t e l l a r i a (von der Lias zur Jetztzeit), P o l y m o r p h i n a (seit der oberen Trias), R a m u l i n a.

9. Familie. Endothyridae.

Planospirale oder doch nur um eine kurze Axe aufgewundene, einreihige Formen. Zum Theil Kammern durch secundäre Septa in Unterkammern getheilt. Perforat und imperforat. Sandig, sandig-kalkig oder rein kalkig. Endothyra (Kohlenkalk) Trochammina (Fig. 16) (seit Untertertiär), Carterina, Fusulina (Kohle), Alveolina (seit mittlerer Kreide).

Fig. 15.

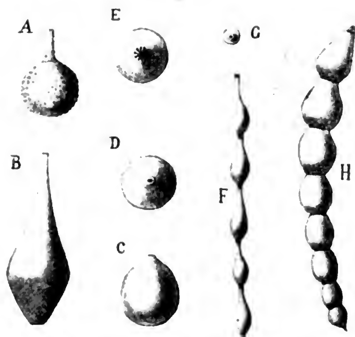


Fig. 16.



Fig. 15. *A* **Lagena hispida** Reuss, $^{60}/_{1}$; *B* **Lagena laevis** Montagu, $^{60}/_{1}$; *C* **Lagena globosa** Montagu, $^{48-60}/_{1}$; *D* dieselbe von der Seite der Mündung; *E* **Nodosaria soluta** Reuss, von der Seite der Mündung, $^{10}/_{1}$; *F* **Nodosaria pyrula** d'Orbigny, $^{4-32}/_{1}$; *G* dieselbe von der Seite der Mündung, $^{24-32}/_{1}$; *H* **Nodosaria soluta,** Reuss, $^{10}/_{1}$, nach Brady, 1884.

Fig. 16. **Trochammina coronata** Brady. Schale horizontal durchschnitten. Vergrösserung $^{70}/_{1}$, nach Brady, 1884.

10. Familie. Rotalidae.

Schale stets kalkig porös, frei oder festgewachsen, spiral entweder so aufgewunden, dass alle Kammern auf der oberen Fläche sichtbar sind, auf der unteren Schalenfläche (wo die Oeffnung liegt) aber bloss die Kammern des letzten Umgangs; oder so, dass auf beiden Seiten nur der letzte Umgang sichtbar ist. Schale oft unregelmässig. Bei den höheren involuten Formen ist es zur Ausbildung eines secundären Kanalsystems gekommen. Planorbulina (seit Lias), Rotalia (Fig. 5 *B*) (seit Kreide), Truncatulina (seit Kohle), Discorbina (seit Kreide), Carpenteria, Tinoporus, Globigerina (seit unterem Keuper), Orbulina (seit rhätischer Stufe), Polystomella (seit Kreide), Nummulites (Fig. 17) [seit Tertiär].

System bis hierher nach Rhumbler 1895 und neuesten schriftlichen Mittheilungen.

IV. Unterklasse. **Heliozoa,** Sonnenthierchen.

Skeletlose oder mit einem einfachen Kieselskelet versehene Sarkodethierchen von kugeliger Gestalt, mit einem oder mehreren Kernen, mit feinen, häufig durch festere Axenfäden versteiften, wenig zur Anastomosenbildung neigenden Pseudopodien (Axopodien), die allseitig ausstrahlen. Eine

oder mehrere pulsirende Vacuolen meist vorhanden. Fortpflanzung durch Theilung und Sporenbildung. Vorwiegend Süsswasserbewohner.

Actinophrys (Fig. 18), Actinosphaerium (Fig. 19), Acanthocystis, Clathrulina, Actinolophus (marin), Nuclearia, Ciliophrys, Rhapidiophrys. In die Nähe: Camptonema.

Fig. 17.

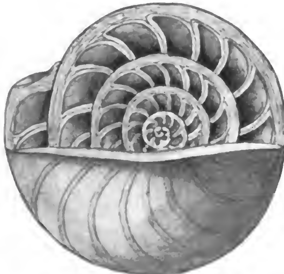


Fig. 18.

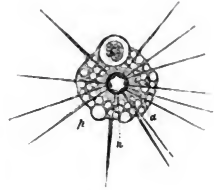


Fig. 17. **Nummulites Cummingii** CARP. Angeschnitten, um die Kammerung zu zeigen. Vergrösserung $^{20}/_{1}$, nach BRADY, 1884.

Fig. 18. **Actinophrys sol** EHRBG., nach GRENACHER. Grösse 50 μ. *p* Axopodien, *n* Kern, *a* Axenfäden der Axopodien.

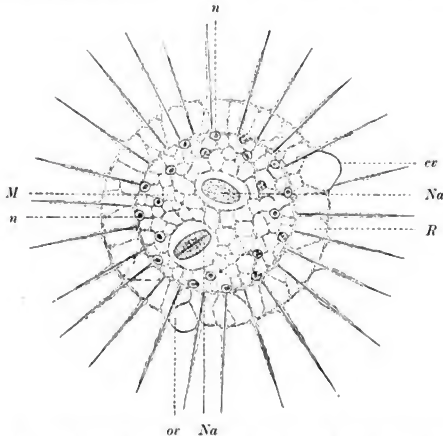


Fig. 19. **Actinosphaerium Eichhorni** EHRBG. *M* Marksubstanz mit Kernen (*n*), *R* Rindensubstanz mit pulsirenden Vacuolen (*cv*), *Na* Nahrungskörper. Grösse bis 1 mm. Aus RICH. HERTWIG's Lehrbuch.

V. Unterklasse. **Radiolaria.**

Körper durch eine urprünglich kugelige oder eiförmige Kapselmembran in einen äusseren (Extracapsulum) und einen inneren, kernhaltigen (Centralkapsel) Theil gesondert. Das Extracapsulum besteht aus Protoplasma (ohne Kerne) und einer Schleimhülle (Calymma). Ersteres bildet eine Schicht um die Centralkapsel und eine netzförmige Lage um das Calymma; beide treten miteinander durch Fäden in Verbindung. Von der Oberfläche des Calymma strahlen feine, nicht steife Pseudopodien allseitig aus. Skelete von ausserordentlich verschiedenartiger Gestalt, aus Kieselsäure oder einer chitinartigen organischen Substanz (Acanthin) bestehend, selten fehlend. Das extra- und intracapsuläre Protoplasma durch verschiedenartige Oeffnungen der Kapselmembran in Verbindung. Ohne pulsirende Vacuolen. Wunderbar formenreiche und vielgestaltige Abtheilung mariner Sarcodinen. Fortpflanzung oft durch Theilung, allgemein durch Bildung von Schwärmsporen in der Centralkapsel. Symbiotisch mit den Radiolarien leben einzellige Algen (gelbe Zellen). Die Familie der Polycyttarien unter den Spumellarien zeichnet sich durch Koloniebildung aus.

A. Porulosa

Centralkapsel kugelig, ohne Hauptöffnung, ihre Wand (die Kapselmembran) allseitig von zahllosen, feinen Poren durchbohrt.

I. Ordnung. Spumellaria (Peripylea).

Kern central, sich spät theilend. Skelet fehlend oder vorhanden und dann kieselig. Grundform desselben bei den meisten Formen eine kugelige, aussen auf dem Calymma abgelagerte Gitterschale. Kapselmembran überall gleichmässig von Poren durchbohrt.

Monocyttaria. Einzellebend. Thalassicolla (Fig. 20) [skeletlos], Thalassosphaera (Skelet aus isolirten, zerstreuten Kieselnadeln bestehend), Cenosphaera (Skelet eine Gitterkugel), Thalassoplancta (Fig. 21).

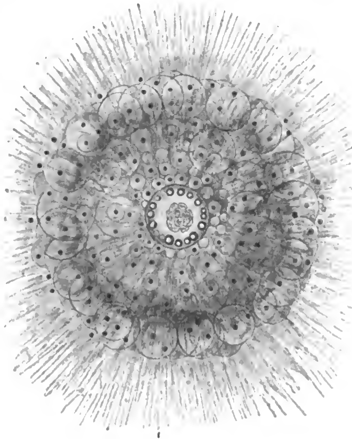


Fig. 20. **Thalassicolla pelagica** HAECKEL. Im Centrum der Kern (Binnenbläschen) mit gewundenem Nucleolus, darum die Centralkapsel mit Oelkugeln, um diese der extracapsuläre Weichkörper mit Vacuolen (extracapsuläre Alveolen), gelben Zellen (schwarz) und Pseudopodien; aus HERTWIG's Lehrbuch. Grösse 1—4 mm.

Polycyttaria. Coloniebildend. Collozoum (Fig. 22) [skeletlos], Sphaerozoum (mit isolirten, zerstreuten Kieselnadeln), Collosphaera (Skelet der die Colonie zusammensetzenden Individuen eine Gitterschale).

Fig. 21.

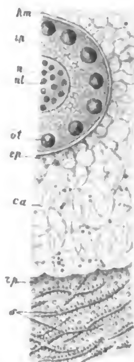


Fig. 22.

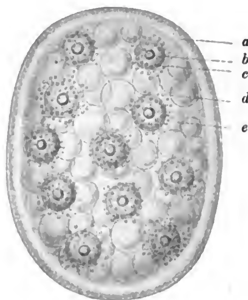


Fig. 21. **Thalassoplancta brevispicula** HAECKEL. Ein Ausschnitt des Körpers. Nach HAECKEL. *km* Kapselmembran, *ip* intracapsuläres, *ep* extracapsuläres Protoplasma, *n* Kern, *nl* Kernkörperchen, *öt* Oeltropfen, *ca* alveoläres Calymma, *rp* Protoplasma an der Oberfläche des Calymma, *s* Spicula. Grösse 2,5 mm.

Fig. 22. **Collozoum inerme** HAECKEL. Colonie. *a* Gallerte, *b* Oelkugeln in den Centralkapseln, *c*, *d* gelbe Zellen, *e* Vacuolen; aus R. HERTWIG's Lehrbuch. Durchmesser der Centralkapsel 0,04—0,16 mm.

II. Ordnung. Acantharia (Actipylea).

Kern excentrisch, sich früh theilend. Skelet aus Acanthinradien zusammengesetzt, die vom Mittelpunkt der Centralkapsel ausstrahlen. Kapselmembran allseitig von zahlreichen Poren durchbrochen, die regelmässig in Gruppen oder Reihen angeordnet sind. Acanthometron. Skelet besteht ausschliesslich aus 20 radiären Stacheln. Bei den Sphaerophractiden werden die radiären Stacheln durch eine kugelige Gitterschale verbunden. Phractaspis (Fig. 23). Diese Gitterschale wird bei den Prunophractiden ellipsoid, bei den Hexalaspiden linsenförmig. Bei den Actineliden sind die Stacheln untereinander gleich, meist in grosser Zahl vorhanden, doch unregelmässig angeordnet, und nicht in tangentialer Richtung miteinander verbunden.

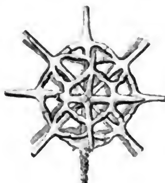


Fig. 23. **Phractaspis prototypus** HAECKEL, nach HAECKEL 1887. Skelet. Durchmesser der Schale 0,1 mm.

B. Osculosa.

Centralkapsel eiförmig, mit einer einzigen Hauptöffnung (Osculum) am basalen Pol der Hauptachse. Kapselmembran nicht von Poren durchbrochen. Skelet kieselig, immer extracapsulär. Kern sich spät theilend.

III. Ordnung. Nassellaria (Monopylea).

Hauptöffnung der Centralkapsel von einem porösen Deckel verschlossen. Keine Nebenöffnungen. Kern excentrisch. Skelet kieselig, sehr mannichfaltig. Cystidium; Nassella, Triplagia; Cortina (Fig. 24); Stephanium, Semantis, Protympanium, Tristylospyris, Botryopera, Tripocalpis, Cornutella, Sethopilium, Theopodium, Stichopilium.

IV. Ordnung. Phaeodaria (Cannopylea).

Kapselmembran doppelt; Hauptöffnung (Osculum) am oralen Pole, von einem radiär gestreiften Deckel mit centraler, röhrenförmig ausgezogener Oeffnung verschlossen; ihr gegenüber eine oder zwei kleinere

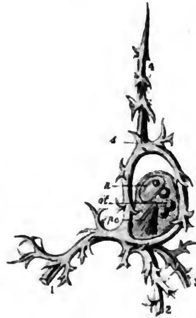


Fig. 24. **Cortina typus** HAECK., nach HAECKEL 1887, nicht ganz ausgezeichnet. *S* Skeletring. *1, 2, 3, 4* Hauptstacheln, *n* Nucleus, *öt* Oeltropfen, *pc* Podoconus. Höhe des Skeletringes 0,14 mm.

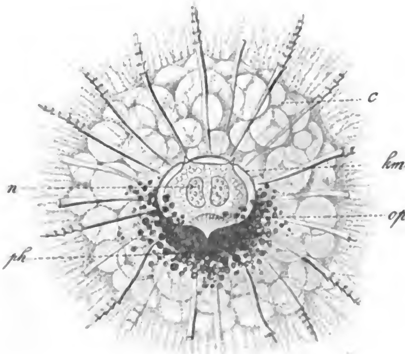


Fig. 25. **Aulactinium actinastrum** HAECK., nach HAECKEL 1887. *n* Nucleus, *c* Calymma, *km* Kapselmembran, *op* Operculum, *ph* Phaeodium. Länge der radiären Hohlstacheln 0,5—015 mm.

Nebenöffnungen. Im Calymma ein eigenthümlicher Pigmentkörper (Phaeodium). Phaeodina (skeletlos), Phaeocolla, Aulactinium (Fig. 25), Aulosphaera, Aulacantha, Cannosphaera, Challengeria, Cortinetta, Concharium, Coeloplegma, Coelospathis (Fig. 77, pag. 51).

II. Klasse. **Flagellata (Mastigophora).** Geisselthierchen.

Einzellebende oder coloniebildende Protozoen mit einem oder zwei (selten mehr) längeren Geisselhaaren (Flagellen) als Organellen der Bewegung und zum Theil auch der Nahrungsaufnahme; oft mit Zellmund und mit Zellafter. Mit pulsirender Vacuole. Fortpflanzung durch Theilung und Sporenbildung. Vorwiegend Süsswasserbewohner, eine Anzahl Formen marin und eine Anzahl parasitisch.

I. Unterklasse. **Euflagellata** (Flagellata s. str.).

Während des thätigen Lebens ausschliesslich mit Geisselhaaren ausgerüstet (daneben weder Kragen noch Bandgeissel); keine derbe Cuticula.

I. Ordnung. Monadina.

Mastigamoeba, Dimastigamoeba, Rhipidodendron, Mastigophrys, Cercomonas, Dimorpha, Monas, Oikomonas, Dendromonas, Spongomonas, Amphimonas, Anthophysa (Fig. 27), Cladomonas (Fig. 28), Codonoeca, Cephalothamnium, Diplomita, Phalansterium, Poteriodendron.

II. Ordnung. Heteromastigoda.

Bodo (Fig. 29), Oxyrrhis, Bicosoesa (Fig. 26).

III. Ordnung. Polymastigoda.

Collodictyum, Tetramitus, Trichomonas, Megastoma, Trigonomonas, Hexamitus (Fig. 30), Trepomonas, Spironema.

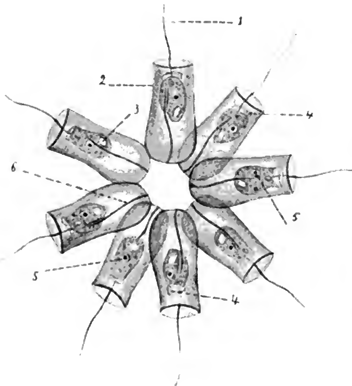


Fig. 26. **Bicosoeca socialis** LAUTERBORN. ca. 1125/1. Sternförmige Colonie. *1* Vordere Geissel, *2* hyalines Wohngehäuse, *3* pulsirende Vacuole, *4* **zarter**, kragenartiger Saum, *5* Kern, *6* hintere Geissel, die einen Stiel bildet, welcher auf der Ventralseite des Zellenleibes in einer Rinne liegt und weit vorn entspringt; nach LAUTERBORN, 1899.

Fig. 27.

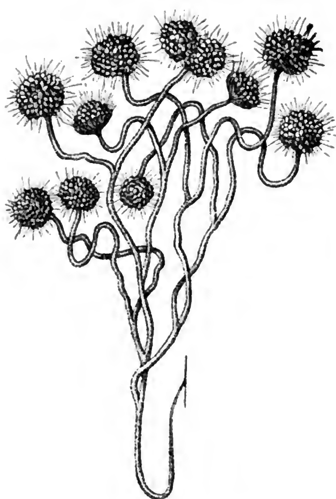


Fig. 28.

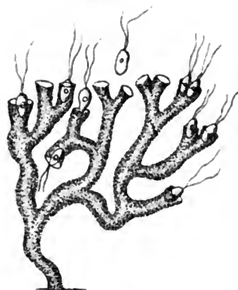


Fig. 29.

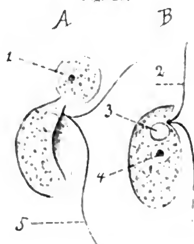


Fig. 27. **Anthophysa vegetans** O. F. M. Reich verzweigte, ansehnliche Colonie mit sehr zahlreichen Endtrauben, wovon eine in Theilung. Vergrösserung $^{165}/_{1}$, nach KENT, 1880/1881.

Fig. 28. **Cladomonas fruticulosa** ST. Erwachsene Colonie. Endzweige der Gehäuseröhre z. Th. von den Flagellaten verlassen. Vergrösserung $^{325}/_{1}$, nach STEIN, 1878.

Fig. 29. **Bodo edax** KLEBS. *A* eine Monade verschluckend. *1* Monade, *2* vordere Geissel, *3* contractile Vacuole, *4* Kern, *5* hintere Geissel (Schleppgeissel). Vergrösserung ca. $^{1500}/_{1}$, nach KLEBS, 1892/93.

IV. Ordnung. Euglenoida.

Astasia, Euglena (Fig. 31 A), Ascoglena, Colacium, Trachelomonas, Phacus, Peranema, Euglenopsis, Heteronema, Dinema; Marsupiogaster (Fig. 31 B), Urceolus (Fig. 31 C).

V. Ordnung. Phytoflagellata.

Coelomonas, Vacuolaria, Rhapidomonas, Chrysomonas, Chrysamoeba (Fig. 34 A), Chrysopyxis, Chromulina, Chlorogonium, Epipyxis, Dinobryon (Fig. 34 D), Synura, Uroglena, Chilomonas (Fig. 32 u. 33), Cryptomonas, Microglena (Fig. 34 B),

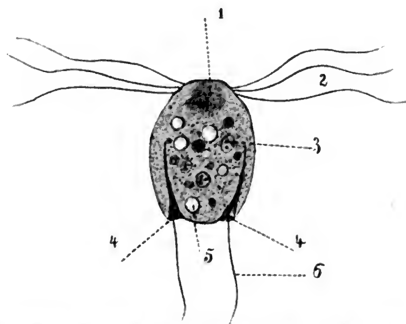


Fig. 30. **Hexamitus inflatus** DUJARDIN. Länge 13—25 μ, Breite 9—15 μ. *1* Lage des Kerns, *2* vordere Geisseln, *3* Nahrungsvacuolen, *4* Mundspalten, *5* contractile Vacuole, *6* hintere Geisseln. Vergrösserung $^{1300}/_{1}$, nach KLEBS, 1892/93.

Fig. 31.

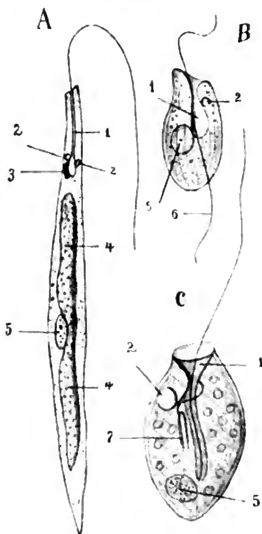


Fig. 32.



Fig. 31. *A* **Euglena elongata** SCHEWIAKOFF. 0,064 mm lang, 0,005 bis 0,006 mm breit. *B* **Marsupiogaster striata** SCHEWIAKOFF. 0,027 mm lang, 0,015 mm breit. *C* **Urceolus cyclostomus** STEIN. Vergrösserung $^{1100}/_{1}$. *1* Schlundeinsenkung, *2* pulsirende Vacuolen, *3* Stigma (rother Pigmentfleck), *4* Chromatophor (grüner Farbstoffkörper), *5* Kern, *6* hintere Geissel, *7* Staborgan. *A* und *B* nach SCHEWIAKOFF, 1893; *C* nach KLEBS, 1892/93.

Fig. 32. **Chilomonas paramaecium** EHRBG., nach BÜTSCHLI. *s* Mundstelle, *cv* contractile Vacuole, *n* Kern.

Fig. 33. **Chilomonas paramaecium** Ehrenb. Vergrösserung $^{480}/_1$ = Länge bis 40 μ, nach J. Künstler, 1898, etwas verändert. *1* Geisseln, *2* Bildungsvacuolen der pulsirenden Vacuole *3*, *4* Stärkekörner. *5* Infundibulum mit schlundartiger Verlängerung (*6*) in das Innere des Zellenleibes, *7* Kern.

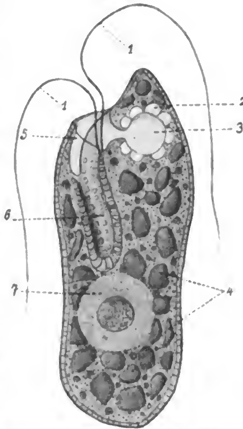


Fig. 33.

Fig. 34. **Verschiedene Vertreter von Phytoflagellaten.** *A* **Chrysamoeba radians** Klebs. ($^{750}/_1$ = 12—15 μ) im Amöbenzustand. *B* **Microglena punctifera** Ehrenb. (Länge 30 μ, Breite 19 μ). *C* **Mallomonas ploesslii** Perty (Länge 20 bis 26 μ, Breite 7—12 μ). *D* **Dinobryon sertularia** Ehrenb. ($^{975}/_1$) Individuum der buschförmigen, freischwimmenden Colonie. *E* **Mastigosphaera gobii** Schewiakoff, E_1 Colonie von 16 Individuen ($^{660}/_1$, 0,033 mm) in einer dicken Gallerthülle, E_2 ein isolirtes Individuum ($^{1125}/_1$, 0,009 mm lang), im Plasma verschiedene Stärkekörner. *F* **Chrysosphaerella longispina** Lauterborn ($^{675}/_1$, 40—50 μ). Die traubige Colonie aus zahlreichen birnförmigen Einzelindividuen zusammengesetzt, welche von einer aus Plättchen bestehenden Hülle umgeben sind. Die Flagellaten im Innern mit 2 gewölbten Chromatophoren, die vorn ein röthlich-violettes Stigma tragen. Im Centrum der Kern. Am Vorderende eine Geissel; daneben 2 champagnerglasförmige Gebilde (*14*), welche lange, hohle Kieselnadeln (*13*) tragen. Um die Colonie ein lockerer Mantel zarter, gebogener Kieselspicula (*15*). *A*, *B*, *C*, *D* nach Klebs, 1892/93; *E* nach Schewiakoff, 1893; *F* nach Lauterborn, 1899. *1* Flagellum, *2* unveränderliche Vacuole, *3* pulsirende Vacuole, *4* Leucosin, *5* Kern, *6* Farbstoffkörper (Chrysochromplatten), *7* Stigma (Augenfleck), *8* Hülle, *9* steife Borsten, *10* Gehäuse, *11* Nebengeissel, *12* Pyrenoid, *13* Kieselnadeln, *14* Becheraufsätze, *15* Kieselspicula.

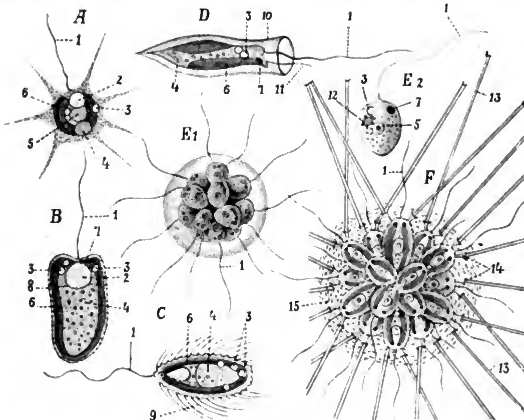


Fig. 34.

Mallomonas (Fig. 34C), Mastigosphaera (Fig. 34E), Chrysosphaerella (Fig. 34F), Chlorangium, Chlamydomonas, Gonium, Stephanosphaera, Pandorina, Pleodorina, Eudorina, Volvox (Fig. 35).

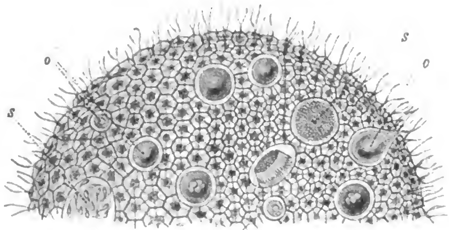
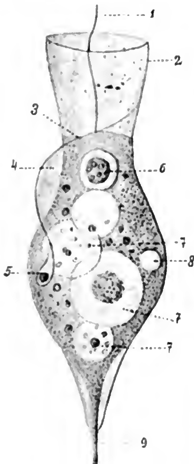


Fig. 35. **Volvox globator** EHRBG., geschlechtliche, hermaphroditische Colonie, nach CIENKOVSKY und BÜTSCHLI combinirt und etwas schematisirt. *S* Männliche Gameten (Spermatozoen), *O* weibliche Gameten (Eier). Durchmesser der Colonie 600—800 μ.

II. Unterklasse. **Choanoflagellata** (Craspedomonadina).

Geissel an der Basis von einem trichterförmigen protoplasmatischen Kragen (Collare) umgeben.



1. Familie. Codonosiginae.

Ohne Gehäuse, oft mit Schleimhüllen. Monosiga, Codonosiga (Fig. 36 u. 37), Protospongia (Fig. 38), Diplosiga, Diplosigopsis, Codonocladium.

2. Familie. Salpingoecinae.

Mit Gehäusen. Salpingoeca, Polyoeca (Fig. 39).

Die Choanoflagellaten sind mit den Monaden nahe verwandt (System nach FRANCÉ).

III. Unterklasse. **Cystoflagellata.**

Zellleib von einer Membran umschlossen. Das Protoplasma zeigt eine netzförmige Structur, ähnlich derjenigen in den Pflanzenzellen. Noctiluca (Fig. 40), Leptodiscus, marine Formen.

Fig. 36. **Codonosiga botrytis** J. CL. Combinirt aus mehreren Zeichnungen, nach FRANCÉ, 1897 (bis 30 μ, ohne Stiel). *1* Geissel, *2* Kragen, *3* Fortsetzung desselben (dütenförmig) zur Bildung der scheinbaren Schlingvacuole *4*, *5* Einsenkung im hintersten Grunde der Düte mit aufgenommener Nahrung *6*, *7* Nahrungsvacuolen, *8* pulsirende Vacuole, 9 Stiel.

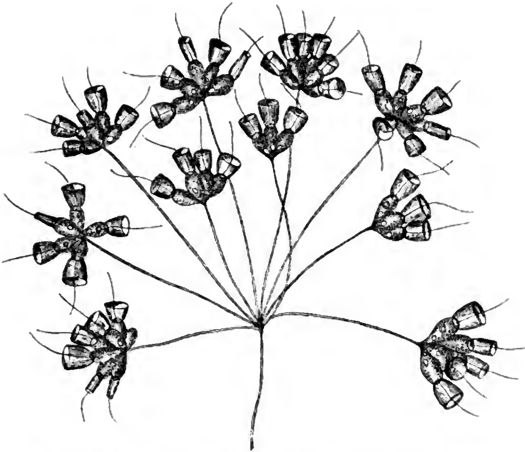


Fig. 37. **Codonosiga allioides** S. K. Erwachsene Colonie (Vergrösserung $^{480}/_{1}$), nach SAVILLE-KENT, 1880/82.

IV. Unterklasse. **Dinoflagellata.**

Am Zellleib zwei Furchen, in denen je eine Geissel liegt. Die eine Furche longitudinal, die andere ringförmig. Mit derber Cuticula. Peridinium. Ceratium (Fig. 42), Oxytoxum, Gymnodinium (Fig. 41), Dinophysis, Ceratocorys, Citharistes, Glenodinium, Podolampas, Polykrikos.

V. Unterklasse. **Catallacta** (Flimmerkugeln).

Kugelige Kolonien bildend. Einzelthiere birnförmig, mit ihren Stielen im Mittelpunkt der Kugel vereinigt, an der äusseren freien Fläche mit mehreren, cilienähnlichen Flagellen. Magosphaera planula (Fig. 43).

III. Klasse. **Sporozoa.**

Endoparasitische ein- oder mehrkernige Protozoen, die im erwachsenen Zustande keinerlei besondere äussere Organellen (Cilien, Geisseln etc.) besitzen. Zellleib von einem ektoplasmatischen Häutchen bedeckt, das nirgends von Oeffnungen durchbrochen wird. Ernährung endosmotisch. Fortpflanzung durch Sporenbildung; daneben kann auch Theilung vorkommen. Häufig Generationswechsel.

I. Unterklasse. **Telosporidia.**

Sporozoen, die erst am Ende ihres vegetativen Lebens Sporen bilden.

Fig. 38.

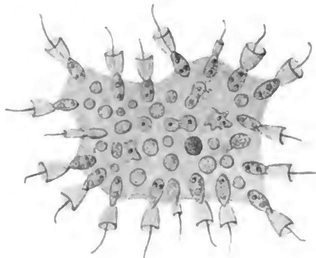


Fig. 39.

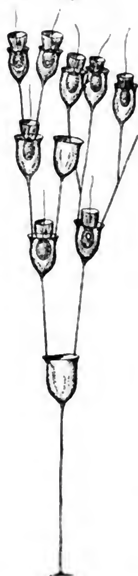


Fig. 40.

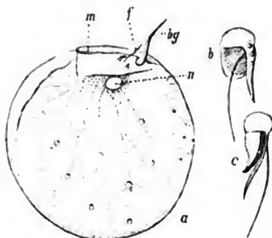


Fig. 38. **Protospongia haeckeli** S. K. Vergrösserung ca. $^{600}/_{1}$, nach S. KENT, 1880—1882.

Fig. 39. **Polioeca dichotoma** S. K. Vergrösserung ca. $^{1000}/_{1}$ nach SAVILLE KENT 1880—1882.

Fig. 40. *a* **Noctiluca miliaris** SURIR., nach BÜTSCHLI, etwas verändert, *bg* Bandgeissel, *f* Geisselhaar (Flagellum), *m* Mundöffnung, *n* Kern, *b* und *c* Schwärmer von Noctiluca.

I. Ordnung. Gregarinida.

Körper nie amöboid, meist wurmförmig verlängert, mit einer Schicht Myonemen unter der Pellicula; im erwachsenen Zustand frei und beweglich in der Darm- oder Leibeshöhle wirbelloser Thiere (vorwiegend von Anneliden und Arthropoden); in der Jugend Zellparasiten. Fortpflanzung durch Sporenbildung im encystirten Zustande.

a) Unterordnung Polycystidea = Cephalina.

Körper meist durch eine quere ektoplasmatische Scheidewand in einen vorderen und hinteren Abschnitt (Protomerit und Deutomerit) getheilt. Im letzteren der Kern. Am Protomerit ein oft häckchentragendes Köpfchen (Epimerit) zur Befestigung. Aggregata, Porospora (bis

16 mm lang, im Darm des Hummers), Didymophyes, Gregarina (Clepsidrina), Dactylophorus, Actinocephalus, Schneideria, Bothriopsis, Acanthospora, Menospora, Cystocephalus, Stylorhynchus (Fig. 44 A), Doliocystis, Corycella (Fig. 45).

b) Unterordnung Monocystidea = Acephalina.

Gregarinen ohne Epimerit und ohne Scheidewand. Vorwiegend

Fig. 41.

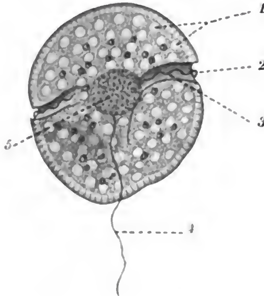


Fig. 42.

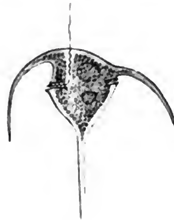


Fig. 43.

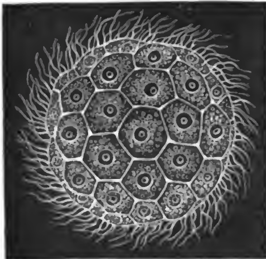


Fig. 44.

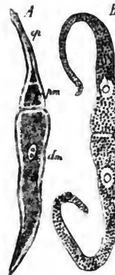


Fig. 41. **Gymnodinium tenuissimum** LAUTERB., ca. $^{600}/_{1}$, Durchmesser $\frac{66\ \mu}{60\ \mu}$ der ungefähr scheibenförmig abgeplattete Körper von der Bauchseite. *1* gelbe Chromatophoren, *2* Geissel in der Ringfurche *3*, *4* Längsgeissel, *5* Kern. Nach LAUTERBORN, 1899.

Fig. 42. **Ceratium tripus** O. F. M., nach BÜTSCHLI, etwas modificirt.

Fig. 43. **Magosphaera planula** HAECK., nach HAECKEL.

Fig. 44. *A* **Stylorhynchus longicollis** F. St., nach AIMÉ SCHNEIDER, *ep* Epimerit, *pm* Protomerit, *dm* Deutomerit. *B* **Urospora saenuridis** KOELL., Conjugation zweier Individuen, nach KOELLIKER.

Leibeshöhlebewohner. **Monocystis** (im Regenwurm), **Pterospora**, **Cystobia**, **Urospora** (Fig. 44 B), **Gonospora**.

II. Ordnung. Coccidiida.

Kugelige oder ovoide Sporozoen, die im erwachsenen Zustande niemals freibeweglich in Körperhöhlen vorkommen. Ohne amöboide Entwickelungsstadien. Fortpflanzung durch Sporenbildung entweder im encystirten oder im cystenlosen Zustande. Im Lebenscyclus Wechsel der beiden Fortpflanzungsarten (Sporogonie, Schizogonie). System nach LÉGER 1898 und SCHAUDINN 1899/1900.

Fig. 45.

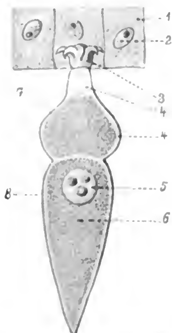


Fig. 46.

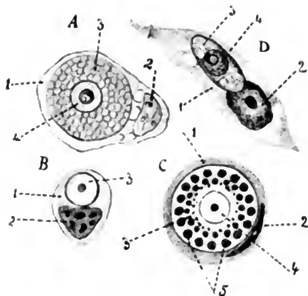


Fig. 45. **Corycella armata** LÉGER. Länge 280—300 μ. Lebt im Darm der Larve von Gyrinus natator (eines Wasserkäfers), nach LOUIS LÉGER, 1892, etwas ergänzt. Der Epimerit *3* steckt in einer Epithelzelle. Die Epithelzellen *1* mit ihren Kernen *2* sind ganz schematisch hinzugezeichnet. *4* Ektoplasma, *5* Kern, *6* Entoplasma, *7* Protomerit, *8* Deutomerit.

Fig. 46. *A* **Coccidium Schubergi** SCHAUDINN. Ausgebildeter Schizont in einer Epithelzelle, nach dem lebenden Object, Vergrösserung ca. $^{800}/_{1}$, nach SCHAUDINN 1900. *B* und *C* **Coccidium perforans** LEUCK. **(C. oviforme).** *B* Junger Sporont in einer Epithelzelle. *C* Aelterer Sporont vor der Encystirung, nach conservirten und gefärbten Präparaten; SIMOND, 1897. *D* **Benedenia (Klossia) octopiana** SCHN. Junger Parasit in der Epithelzelle, nach SIEDLECKI 1898. C. schubergi in Lithobius, C. perforans im Kaninchen. Benedenia octopiana in Octopus und Sepia. *1* Darmzelle des Wirthes, *2* ihr Kern, *3* Parasit, *4* sein Kern, *5* Chromatinkörperchen.

1. Familie. Disporocystidae.

Die Oocyste enthält 2 Sporocysten. **Cyclospora.** Sporocyste mit 2 Sporozoiten (in Glomeris), **Isospora** (incl. **Diplospora**), Sporocyste mit 4 Sporozoiten (in Amphibien, Reptilien, Vögeln).

2. Familie. Tetrasporocystidae.

Die Oocyste enthält 4 Sporocysten. **Coccidium** (Fig. 46 A, B, C) [incl. **Goussia**]. In Mollusken, Tausendfüsslern und Wirbelthieren. Sporocyste kugelig oder oval enthält 2 Sporozoiten (dizoisch). **Cry-**

stallospora. Sporocyste in Gestalt einer Doppelpyramide, enthält 2 Sporozoiten (dizoisch).

3. Familie. Polysporocystidae.

Die Oocyste enthält mehrere (mehr als 4) Sporocysten (Barouxia, incl. Echinospora und Diaspora), Sporocyste enthält einen Sporozoiten; Adelea (incl. Minchinia) Sporocyste dizoisch. Benedenia (Fig. 46 D), Sporocyste trizoisch, kugelig (ohne Schizogonie). Klossia (in Mollusken), Sporocyste tetrazoisch, kugelig (mit Schizogonie), Hyaloklossia, Sporocyste di- oder tetrazoisch, oval.

N.B. Mehrere Gattungen wie Eimeria, Pfeifferia, Caryophagus, Rhabdospora fallen weg, da sie sich als Entwickelungsstadien früher schon bekannter Coccidien herausgestellt haben.

III. Ordnung. Haemosporidia.

Im Blute oder in Blutkörperchen von Wirbelthieren schmarotzende Sporozoen.

A. Im erwachsenen Zustand wurmförmig, im Blutserum, Lankesterella, Caryolysus.

B. Auch im erwachsenen Zustande Blutzellenschmarotzer, amöboid in Gestalt und Bewegung. Meist bei Warmblütern. Plasmodium (Haemamoeba) malariae (Fig. 47), Krankheitserreger des Wechselfiebers mit var. a) tertianum und b) quartanum. Proteosoma (in Vögeln), Caryophagus (in Amphibien).

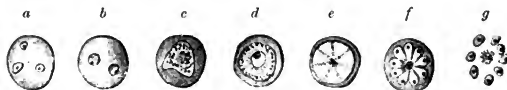


Fig. 47. **Plasmodium malariae** LAVERAN **(Haemamoeba laverani), varietas quartana** GOLGI aus dem Blut malariakranker Menschen, *a* frisch inficirtes Blutkörperchen, *b* etwas grössere Keime, *c* erwachsener Parasit mit starker Pigmentkörnung, grosse lappige Fortsätze bildend, *d* abgerundete Form mit grossem Kern, *e* Beginn der Keimbildung, *f* rosettenförmig um einen Restkörper angeordnete Keime, *g* freie Keime (Merozoiten) nach Zerfall des rothen Blutkörperchens. Nach LABBÉ, 1894 (aus WASIELEWSKI, Sporozoenkunde, 1896).

II. Unterklasse. **Neosporidia.**

Sporozoa, die von Jugend auf, während des ganzen vegetativen Lebens, Sporen bilden.

I. Ordnung. Myxosporidia.

Mehrkernige Sporozoen, die vorwiegend in Fischen und Arthropoden leben. Die einen sind amöboid und leben in den Flüssigkeiten verschiedener Hohlräume des Körpers, die anderen sind unbewegliche Cysten, die in Geweben auftreten. Sporen mit einer oder mehreren Polkapseln. Ceratomyxa (in Fischen), Myxidium (in Fischen), Sphaeromyxa, Chloromyxum (Fig. 48 A) [in Fischen], Myxobolus (in Fischen), M. Pfeifferi, Erreger der Myxosporidienseuche der Barben. Nosema (Glugea), [N. bombycis, Erreger der „Pébrine“-Krankheit der Seiden-

raupe Fig. 48 F—I]. Thélohania, Leptotheca (Fig. 48 B, C, E), Hemeguya (Fig. 48 D).

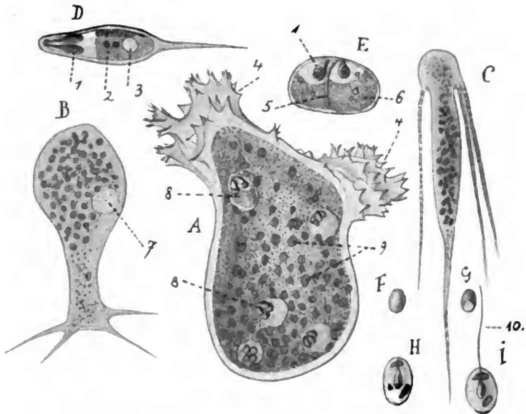


Fig. 48. **Myxosporidien.** *A* **Chloromyxum leydigi** MING. $^{750}/_{1}$; *B* und *C* **Leptotheca agilis** THÉL. in verschiedenen Bewegungszuständen; *D* Spore von **Henneguya psorospermica** THÉL., gefärbter Schnitt; *E* **Leptotheca agilis** THÉL. Spore, im frischen Zustande $^{1500}/_{1}$; *F, G, H, I* **Nosema (Glugea) bombycis** NÄGELI, Sporen $^{1500}/_{1}$; *F* und *G* im frischen Zustande, *H* und *I* mit Salpetersäure behandelt, *I* mit ausgetretenem Filament. Fig. *A, D, E, F, G, H, I* nach P. THÉLOHAN, 1895. *B* und *C* nach F. DOFLEIN, 1898. *1* Polkapseln, *2* Kerne, *3* Vacuole, *4* Pseudopodien, *5* Naht, *6* Protoplasma mit Fettkörnchen, *7* Pansporoblast, *8* Sporen, *9* gelbe Tröpfchen, *10* entladener Spiralfaden.

II. Ordnung. Sarcosporidia.

In der Jugend Muskelzellenschmarotzer. Körper meist gestreckt, schlauchförmig. Bilden Cysten mit doppelter Membran, deren Inhalt entweder in Sporozoiten oder in Sporen sich theilt. Sarcocystis miescheriana (im Schwein).

IV. Klasse. **Ciliata.** Wimper-Infusorien.

Vorwiegend einzellebende, seltener Colonieen bildende Protozoen mit zahlreichen, kurzen Wimperhaaren (Cilien), die im Dienste der Bewegung und Nahrungsaufnahme stehen. Pulsirende Vacuole, Zellenmund und Zellenafter fast immer vorhanden. Mit Grosskern (Makronucleus) und Kleinkern (Mikronucleus). Freilebende und festsitzende Bewohner des süssen und salzigen Wassers und Parasiten.

I. Ordnung. Holotricha.

Ganze Oberfläche des Zellenleibes mit kurzen, überall ungefähr gleich grossen Wimperhaaren bekleidet, die nur in der Gegend des Mundes etwas länger sein können, aber nie Membranellen bilden.

1. Unterordnung. Gymnostomida.

Zellenmund nur während der Nahrungsaufnahme offen; ohne undulirende Membran. Holophrya, Enchelys, Prorodon (Fig. 49), Lacrymaria, Actinobolus, Coleps, Amphileptus, Loxophyllum, Loxodes, Nassula (Fig. 50), Chilodon, Dysteria, Dileptus, Didinium, Enchelyodon, Lionotus, Trachelophyllum, Trachelius.

Fig. 49.

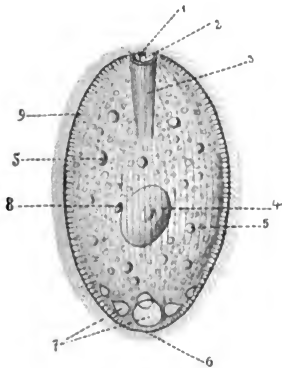


Fig. 50.

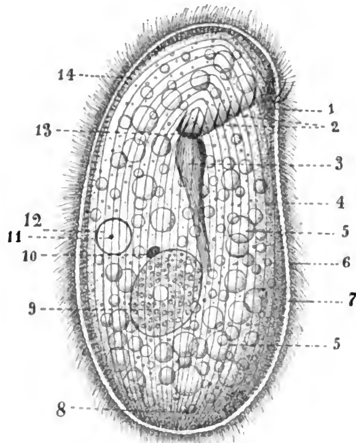


Fig. 49. **Prorodon teres** EHRBG. von der Seite, $^{520}/_{1}$. *1* Cytostoma = Zellenmund, *2* Cytopharynx = Zellenschlund, *3* Trichter (Stäbchen)-Apparat, *4* Makronucleus, *5* Nahrungskörper, *6* After, Cytopyge, *7* pulsirende Vacuole, Hauptvacuole und Bildungsvacuolen, *8* Mikronucleus, *9* Pellicula mit darunter liegender Alveolarschicht des Protoplasmas. Nach SCHEWIAKOFF, 1889.

Fig. 50. **Nassula elegans** EHRBG. 0,1—0,14 mm lang und 0,06—0,09 mm breit, von der Bauchseite. *1* Pigmentfleck, *2* adorale Wimperzone, *3* Cytopharynx, *4* Gallertschicht, *5* Nahrungskörper, *6* Pellicula, *7* homogene Schicht des Exoplasma, *8* Cytopyge (Zellenafter), *9* Makronucleus, *10* Mikronucleus, *11* Porus der pulsirenden Vacuole *12*, *13* Cytostoma (Zellenmund), *14* Trichocystenschicht; nach SCHEWIAKOFF, 1889.

2. Unterordnung. Hymenostomidae.

Zellenmund stets offen; mit undulirender Membran. Colpoda, Colpidium, Urocentrum, Paramaecium (Fig. 79 u. 81), Opalina, Anoplophrya, Frontonia, Leucophrys, Ophryoglena, Pleuronema (Fig. 51).

II. Ordnung. Heterotricha.

Oberfläche des Zellenleibes gleichmässig mit Cilien besetzt, um den Mund herum verschmelzen Querreihen von stärkeren Cilien miteinander

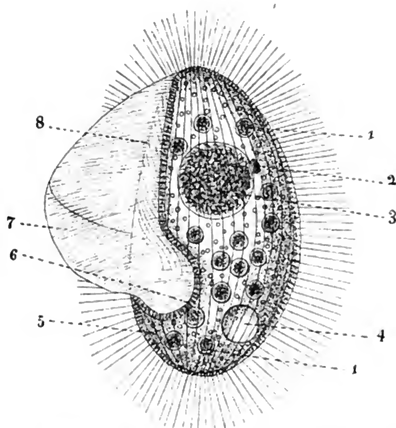


Fig. 51. **Pleuronema chrysalis** EHRBG., von der linken Seite. Länge 0,068 bis 0,083 mm, Breite 0,037—0,042 mm. *1* Nahrungsvacuolen, *2* Mikronucleus, *3* Makronucleus, *4* pulsirende Vacuole, *5* Cytopyge, *6* Cytopharynx, *7* undulirende Membran, *8* rechtsseitiger Peristomrand, nach SCHEWIAKOFF, 1889.

zu Wimperblättchen (Membranellen), die in einer adoralen Curve angeordnet sind.

1. Unterordnung. Polytrichidea.

Das allgemeine Wimperkleid dicht, gleichmässig. Plagiotoma, Spirostomum, Balantidium, Metopus, Bursaria, Stentor (Fig. 52), Folliculina, Climacostomum.

2. Unterordnung. Oligotrichidea.

Das allgemeine Wimperkleid stark reducirt, es erhalten sich Wimpern desselben nur an bestimmten Stellen. Strombidium, Halteria, Tintinnus, Tintinnidium, Tintinnopsis (Fig. 53), Ophryoscolex. Anhang: Gyrocorys, Maryna, Codonella, Dictyocysta.

III. Ordnung. Hypotricha.

Die Cilien fehlen auf der Rückseite, auf der Bauchseite finden sich grössere, aus verschmolzenen Cilien bestehende Fortsätze, auf denen die Thierchen wie auf Stelzen sich bewegen. Vor dem Mund eine adorale Curve von Membranellen. Urostyla, Kerona, Uroleptus, Amphisia, Onychodromus, Pleurotricha, Stylonychia (Fig. 54), Oxytricha, Euplotes.

Fig. 52.

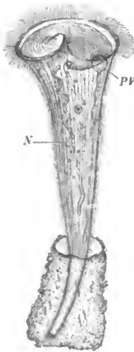


Fig. 53.

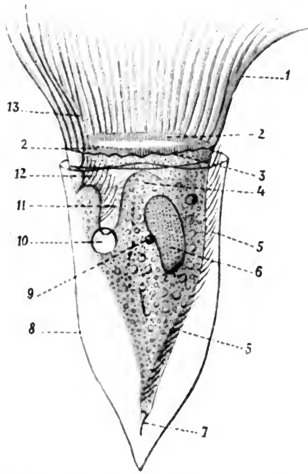


Fig. 52. **Stentor roeseli**, nach STEIN (aus CLAUS, Zoologie). *PV* pulsirende Vacuole, *N* Nucleus. Länge bis 1 mm.

Fig. 53. **Tintinnopsis (Codonella) beroidea** STEIN. Länge 0,06—0,08, Breite 0,05—0,06 mm, von der Dorsalseite. *1* Adorale Membranellen, der dorsale Theil des Membranellenkranzes, von Ziffer *13* an, ist weggelassen, *2* parorale Cilien, die sich bei *12* in das Vestibulum (*11*) einsenken, *3* Peristomrand, *4* vorragender Stirnzapfen, *5* eine der Cilienreihen, die am Körper in einer Spirallinie von vorn nach hinten ziehen, die anderen sind weggelassen, *6* Makronucleus, *7* Fussfortsatz, vermittelst dessen das Thierchen sich im Grund des Gehäuses befestigt, *8* Gehäuse — die mit dem Gehäuse verklebten Fremdkörper, Kieselspicula, Kieselkörnchen u. s. w., sind nicht dargestellt, *9* Mikronucleus, *10* pulsirende Vacuole, *11* Vestibulum, *12* parorale Cilien im Vestibulum, *13* ein adorales Membranell, die darauffolgenden der Rückenseite sind weggelassen, um die Darstellung der paroralen Cilien (*2*) zu ermöglichen, nach G. ENTZ 1884.

IV. Ordnung. Peritricha.

Ein allgemeines Wimperkleid fehlt. Es erhält sich nur eine adorale Spirale von Membranellen und bisweilen ein weiterer, den Körper umgürtender Cilienring. Formen mit links gewundener Wimperspirale: Licnophora, Spirochona, Kentrochona, Kentrochonopsis. Formen mit rechtsgewundener Wimperspirale. Trichodina (parasitisch), Vorticella (Fig. 55), Carchesium (Fig. 56), Zoothamnium, Epistylis, Opercularia, Ophrydium (Fig. 57 u. 58), Campanella, Cothurnia, Cothurniopsis, Lagenophrys, Vaginicola, Glossatella, Rhabdostyla.

Fig. 54.

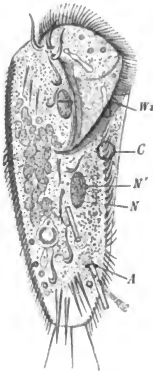


Fig. 55.

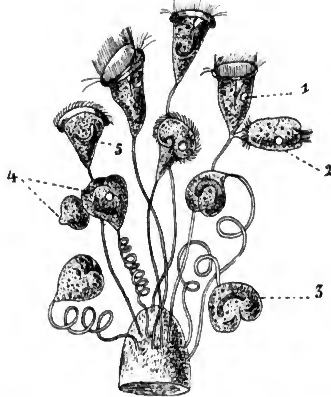


Fig. 54. **Stylonychia mytilus** O. F. M. nach STEIN (aus CLAUS, Zoologie), von der Bauchfläche gesehen. *Wz* Adorale Membranellenzone, *C* pulsirende Vacuole, *N* Makronucleus, N_1 Mikronucleus, *A* Cytopyge.

Fig. 55. **Vorticella nebulifera** EHRB. Gruppe von 10 Individuen mit z. Th. entfaltetem, z. Th. zurückgezogenem Peristom, $^{200}/_{1}$. *1* Pulsirende Vacuole, *2* durch Längstheilung entstandenes Individuum mit hinterem Wimperkranz, das sich loszulösen im Begriffe ist, *3* Individuum in Theilung, *4* Conjugation, *5* Kern; nach D'UDEKEM, 1850.

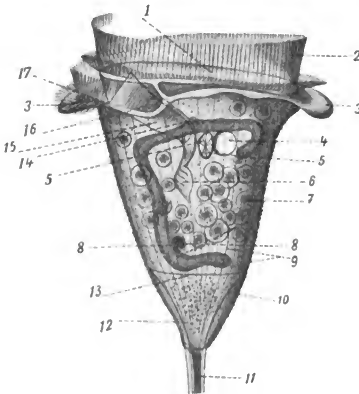


Fig. 56. **Carchesium polypinum** L. (coloniebildende Vorticellide). Einzelnes Individuum von der Ventralseite. Länge des Einzelthieres bis 60 μ. *1* Wimperscheibe, *2* adorale Zone von 2 Reihen von Cilien, die bei *17* endigt, *3* entfalteter Peristomrand, *4* pulsirende Vacuole, *5* Reservoir der pulsirenden Vacuole, *6* Cytopharynx, *7* Nahrungsvacuolen, *8* Mikronucleus, *9* contractile Fibrillen (Myoneme), *10* Pellicula, *11* Bündel contractiler Fibrillen im Stiel (Stielmuskel), das durch Vereinigung der Myoneme *12* entsteht, *13* Ringlinie, an welcher der hintere Wimperkranz entsteht, *14* Cytopyge, *15* Vestibulum, *16* undulirende Membran, *17* Stelle, wo, am Rande des Vestibulums angekommen, die adorale Zone der Membranellen aufhört. Die Figur ist etwas schematisirt und combinirt. Nach BÜTSCHLI und SCHEWIAKOFF, aus LEUCKART's Wandtafeln.

Fig. 57.

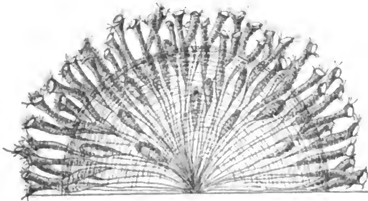


Fig. 58.

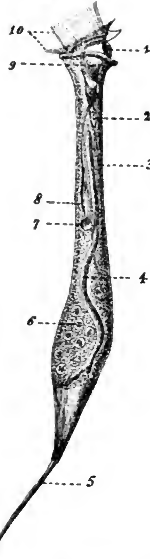


Fig. 57. **Ophrydium eichhorni** Ehrbg. Mässig grosse, festsitzende Colonie mit völlig vorgestreckten Individuen. Vergrösserung $^{50}/_{1}$, nach S. Kent, 1880—1882.

Fig. 58. **Ophrydium eichhorni** Ehrbg. $^{320}/_{1}$ = Länge bis 500 μ. Ausgestrecktes Individuum. *1* Eingang zum Vestibulum *9*, in dessen Grunde der Cytopharynx *2* in einen langen, engen, röhrenförmigen Zellenschlund (*3*) hineinführt, *4* Makronucleus, *5* Stiel, *6* Nahrungsvacuolen, *7* pulsirende Vacuole, *8* Bildungsvacuole derselben, *9* Vestibulum, *10* adorale Membranellenzone, nach Wrzesniowsky, 1877.

V. Klasse. **Suctoria (Acineta).**
Sauginfusorien.

Mit einem oder mehreren Saugtentakeln; mit Grosskern und Kleinkern; mit pulsirender Vacuole. Ohne Zellmund und Zellafter. Fortpflanzung vorwiegend durch Bildung sich loslösender bewimperter Knospen. Meist festsitzende Protozoen des süssen und salzigen Wassers (Fig. 59). Hypocoma, Urnula, Metacineta, Podophrya (Fig. 60), Acineta, Dendrosoma (Fig. 98, p. 85), Dendrocometes (Fig. 168), Sphaerophrya, Ophryodendron, Tokophrya, Trichophrya.

Die Protozoen sind einzellige Organismen oder einfache Colonien gleichartiger einzelliger Organismen. Der typische Charakter der Einzelligkeit erscheint zwar häufig dadurch gestört, dass anstatt eines Kernes deren mehrere vorhanden sind, indem der ursprünglich einfache Kern durch successive Theilungen in mehrere oder viele zerfällt. Aber diese Theilungen stehen mit der Fortpflanzung in irgend einem Zusammenhang, sie leiten dieselbe ein, oder es bleibt doch der ganze übrige Theil der Zelle durch die Vermehrung der Kerne völlig unberührt.

Trotzdem die Protisten einzellige Organismen sind, zeigt sich bei ihnen doch eine ausserordentliche Formen-Mannichfaltigkeit und bei vielen tritt eine grosse Complication in der Structur auf. Für die verschiedensten Lebensverrichtungen können besonders dazu geeignete

Fig. 59.

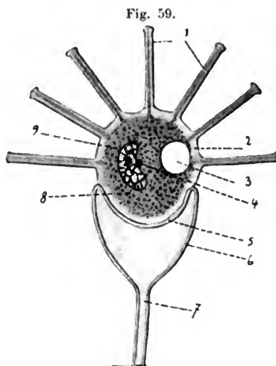


Fig. 59. **Schema eines Suctoriums.** *1* Saugröhrchen, Saugtentakel (sie sind in Wirklichkeit im Verhältniss zum Zellleib nie so dick), *2* Ektoplasma, *3* pulsirende Vacuole, *4* Mikronucleus, *5* vordere concave Wand des hohlen Gehäuses *6*, in welchem der Körper wie ein Ei in einem Eierbecher ruht, *7* hohler Stiel des Gehäuses, an der Unterlage befestigt, *8* Endoplasma, *9* Makronucleus. Original.

Fig. 60. **Ephelota (Podophrya) gemmipara,** nach R. Hertwig (aus Claus, Zoologie), ca. 0,2 mm. *a* Mit ausgestreckten Saugröhrchen und Fangfäden, mit 2 pulsirenden Vacuolen, *b* mit Knospen, in welche Fortsätze des verästelten Kernes *N* eintreten, *c* losgelöster Schwärmer.

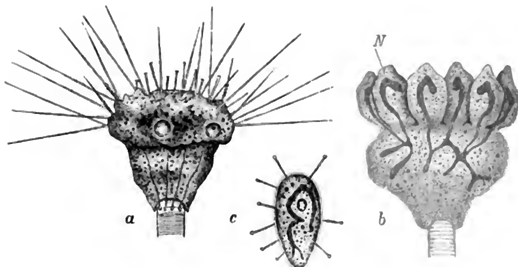


Fig. 60.

Einrichtungen ausgebildet sein, die aber im Gegensatz zu den Metazoen immer Theile einer und derselben Zelle sind.

Wir können sie als Organellen bezeichnen, im Gegensatz zu den Organen der Metazoen, die immer aus zahlreichen Zellen und meist sogar aus verschiedenartigen Zellgeweben bestehen. Nirgends im Körper der Metazoen erlangt die einzelne Zelle einen so hohen Grad morphologischer Differenzirung, eine so complicirte Structur, wie das beim einzelligen Körper vieler Protozoen der Fall ist. Daneben giebt es recht einfach gebaute Protozoen, die trotzdem zu allen wesentlichen Lebensverrichtungen befähigt sind.

Es dürfte zweckmässig sein, das Gesagte zunächst durch eingehendere Schilderung einzelner Protozoentypen zu illustriren.

I. Amoeba.

Vorkommen. Viele Formen im süssen Wasser, mehrere im Meere, einzelne (z. B. A. terricola GREEFF) an feuchten Orten auf oder in der Erde, einige parasitisch (z. B. A. coli [1]) in Dickdarm-, Leber- und Lungengeschwüren des Menschen).

Grösse. Je nach den Arten 30 μ bis 500 μ.

Consistenz. Der Körper der Amöben besteht aus einem Tröpfchen kernhaltigen Protoplasmas. Das Protoplasma der Amöben ist flüssig, freilich nicht leichtflüssig wie Wasser, sondern in verschiedenem Grade zähflüssig. Amoeba verrucosa EHRBG. z. B. ist eine sehr zähflüssige Form, während z. B. Amoeba proteus LEIDY zu den dünnflüssigeren Arten gehört.

Spec. Gewicht. Es ist nur um ein Geringes grösser als das des umgebenden Wassers.

Bau des Protoplasmas. Nur bei den stärksten Vergrösserungen und an günstigen Objecten kann man die wabig-alveoläre Grundstructur des Protoplasmas erkennen.

Der Körper zeigt immer eine Sonderung in eine oberflächliche, dünne Schicht, das Exoplasma und das von diesem eingeschlossene Endoplasma.

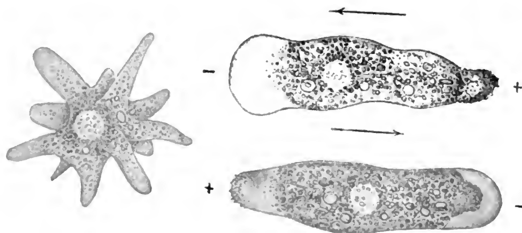


Fig. 61. **Amoeba proteus** LEIDY, 200—500 μ. Links ungereizt mit zahlreichen Lobopodien. Rechts elektrisch gereizt, oben nach Schliessung des elektrischen Stromes und unten nach Umkehrung des geschlossenen Stromes. Die Pfeile geben die Kriechrichtung an. Nach VERWORN, 1897.

Das Exoplasma ist stärker lichtbrechend, zähflüssiger und hyalin (körnchenfrei), das Endoplasma dünnflüssiger und körnig. Das Endoplasma enthält bei den verschiedenen Arten und in den verschiedenen Zuständen sehr verschiedenartige Einschlüsse; Fetttröpfchen, Excretkörnchen, Oelkügelchen, Kryställchen, einzellige Algen, Nahrungskörperchen, Gasvacuolen, Flüssigkeitsvacuolen etc.

Die Lobopodien. Während des thätigen Lebens entsendet der

1) Häufig massenhaft in Darm- und Lebergeschwüren- oder Abscessen bei Dysenterieerkrankungen. Es ist möglich, dass sie zur Erregung der Dysenterie in Beziehung steht. Sie bildet nur 1—2 Lobopodien und entbehrt der contractilen Vacuole. Weitere parasitische Amöbenformen wurden in der Mundhöhle, im Urogenitalapparat und in der Ascitesflüssigkeit des Menschen beobachtet und beschrieben. Ueber das Nähere und die Literatur vide SCHNEIDEMÜHL, 1898.

Körper der Amöben nach aussen die sogenannten Lobopodien, in der Regel nicht sehr lange, mehr oder weniger breite, fingerförmige Fortsätze, die sowohl aus Exo- als auch aus Endoplasma bestehen. Diese Lobopodien sind unverästelt oder sie zeigen nur eine überaus geringe Neigung zur Verästelung. Distalwärts (am frei vorragenden Ende) verschmelzen sie nie miteinander. Innerhalb gewisser Grenzen ist ihre Form und ihre Zahl für die einzelnen Arten charakteristisch. So hat A. verrucosa (Fig. 64) zahlreiche kurze höcker- oder warzenförmige

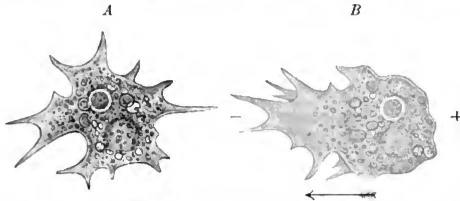


Fig. 62. **Amoeba diffluens.** *A* ungereizt kriechend, *B* nach Schliessung des constanten Stromes. Der Pfeil giebt die Kriechrichtung an. Nach VERWORN 1889 und 1897.

Lobopodien, so dass der Körper fast runzelig erscheint. A. proteus (Fig. 61) besitzt fingerförmige, am Ende abgerundete, A. diffluens (Fig. 62), fingerförmige, am Ende zugespitzte Lobopodien. A. limax DUJ. (Fig. 63 *A*) hat nur ein Lobopodium, d. h. der ganze Körper verhält sich wie ein birn- oder keulenförmiges Lobopodium.

Der Kern. Im Endoplasma liegt der Kern. Er ist fast immer in der Einzahl vorhanden, doch hat Amoeba binucleata GRUBER 2 Kerne und die mit den Amöben nahe verwandte Gattung Pelomyxa GREEFF deren zahlreiche. Der Kern ist bläschenförmig, mit Chromatinkörnchen und einem oder mehreren Nucleolen.

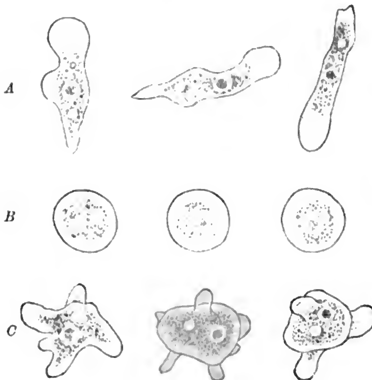


Fig. 63. **Amoeba limax** bei verschiedenen Temperaturen. *A* bei 25° C. Die Amöben haben langgestreckte Keulenform und zeigen lebhafte Protoplasmaströmung. *B* bei 40° C. Die Amöben haben Kugelform angenommen und verharren in Wärmestarre. *C* bei 2° C. Die Amöben zeigen einen klumpigen Zellkörper, aus dem zahlreiche kleine Lobopodien hervorragen. Die Bewegung ist nur bei sehr lang dauernder Beobachtung noch bemerkbar. Nach VERWORN, 1897.

Contractile oder pulsirende Vacuole. In der äusseren Schicht des Endoplasmas findet sich bei allen Amöben eine pulsirende Vacuole, ein Wassertropfen, der periodisch entleert wird und wahrscheinlich Excrete gelöst enthält. Die Vacuole nimmt bei manchen Formen im Körper eine bestimmte Lage ein. Bei A. proteus entsteht sie aus einzelnen kleinen Flüssigkeitströpfchen, die meist hinter dem Kern liegen. Der durch ihr Zusammenfliessen gebildete kugelige Tropfen wächst allmählich. Hat er dann eine gewisse, aber keineswegs genau bestimmte, Grösse erreicht, so verschwindet er plötzlich nach aussen und das Protoplasma stürzt oder sinkt von allen Seiten an seiner Stelle zusammen.

Bei A. verrucosa bildet das Protoplasma um die pulsirende Vacuole jeweilen ein zähflüssiges, ektoplasmaähnliches Häutchen, das jeweilen nach der Entleerung resorbirt und an der neu auftretenden Vacuole neu gebildet wird.

Die Bildung und Entleerung der pulsirenden Vacuole vollzieht sich bei dieser Art sehr viel langsamer als bei A. proteus. Die Entleerungsintervalle betragen 5—8 Minuten. Der Unterschied wird dadurch bedingt, dass bei A. proteus das Protoplasma relativ dünnflüssig, bei A. verrucosa sehr zähflüssig ist.

Fig. 64.

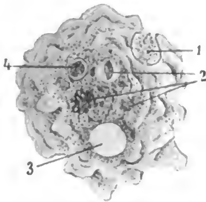


Fig. 65.

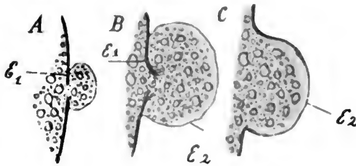


Fig. 64. **Amoeba verrucosa** Ehrb. 80—100 μ. *1* Zoogloea (Bakterienhaufen), welche die Amöbe im Begriff ist, als Nahrung aufzunehmen. *2* Aufgenommene Nahrung z. Th. in Nahrungsvacuolen eingeschlossen. *3* Pulsirende (contractile) Vacuole. *4* Kern.

Fig. 65. *A* Ein hervorbrechendes (eruptives) Bruchsacklobopodium von **Amoeba blattae** Bütschli lagert sich über das frühere Exoplasma E_1. *B* Beginn der Auflösung von E_1. *C* E_1 ist vollständig gelöst, das Bruchsacklobopodium umkleidet sich mit neuem Exoplasma E_2. Nach Rhumbler 1898.

Es giebt auch Arten, deren contractile Vacuolen ihren Inhalt nicht nach aussen, sondern in das umgebende Protoplasma zerstreuen. So nimmt bei A. geminata die Vacuole zunächst plötzlich die Gestalt eines wenig regelmässigen Sternes an, um dann blitzartig schnell zu verschwinden. Sie scheint in das umgebende Protoplasma zu „explodiren" (Rhumbler 1898).

Bewegung. Es kommen zwei Formen der Fortbewegung vor, die fliessende und die rollende. Die fliessende ist für die Mehrzahl der Formen, zumal für alle leicht flüssigen, charakteristisch. Bei dieser „amöboiden Bewegung" kommt der auf der Unterlage flach ausgebreitete und ihr eng angeschmiegte Protoplasmatropfen dadurch vorwärts, dass er seine Lobopodien vorfliessen und dann das übrige

Protoplasma nachfliessen lässt. Nur solche Lobopodien, welche mit der Unterlage in directe Berührung kommen, dienen zur Vorwärtsbewegung. A. guttula und A. limax verhalten sich gewissermaassen wie ein einziges grosses Lobopodium, indem sie als Ganzes vorwärts fliessen. Bei grossen Lobopodien folgt das körnige Endoplasma dem Ektoplasma und man sieht dann, wie vom Hinterende des Lobopodiums in der Axe desselben ein Körnchenstrom nach vorn sich bewegt und wie dieser Strom am Vorderende des Lobopodiums fontaineartig nach den Seiten hin und dann nach hinten wieder abfliesst, um allmählich wieder zur Ruhe zu kommen. (Näheres bei Rhumbler 1898.) Beobachtungen an beschalten Lobosen (Difflugia) machen es wahrscheinlich, dass das Protoplasma auch bei den nackten Amöben eine jedenfalls ganz dünne (bis jetzt nicht nachgewiesene) Schicht einer klebrigen Substanz absondert, welche durch Erhöhung der Reibung die fliessende Bewegung erleichtert.

Bei Berührung der Oberflächenschicht eines Lobopodiums von Difflugia lobostoma Leidy mit einer feinen Glasnadel gelingt es, einen zähflüssigen Faden ausserordentlich weit und fein auszuziehen.

Die rollende Bewegung ist viel seltener, Sie kommt z. B. bei der zähflüssigen Amoeba verrucosa vor. Die Lobopodien werden nach allen Richtungen frei in das Medium vorgestreckt. Bekommt ein oder bekommen mehrere nach einer Seite frei vorgestreckte Lobopodien das Uebergewicht und fallen sie zu Boden, so hat sich die Amöbe ein kleines Stück Weges rollend fortbewegt. Amöben mit dieser Bewegung sind meist kugelig und haften nur sehr lose oder überhaupt nicht auf ihrer Unterlage. Leichtflüssige, sich auf der Unterlage flach ausbreitende, Amöben können sich nicht in dieser Weise bewegen.

Rhumbler (1898) hat die Geschwindigkeit der Locomotion bei einigen Amöbenarten bestimmt. Am trägsten ist die zähflüssige A. verrucosa, die im günstigen Falle in 1 Secunde etwa 0,5 μ Wegstrecke zurücklegt, während in der gleichen Zeit A. striata 1 μ, A. limax 1 μ, A. geminata wechselnd 1,5—3 μ Wegstrecke durchwandern.

Eruptive Lobopodien. Es kann bei gewissen Amöben vorkommen, dass, oft zu wiederholten Malen, aus dem Ektoplasma plötzlich ein Endoplasmastrom hervorbricht, um sich nach einer Seite hin auf die Amöbenoberfläche zu ergiessen (Fig. 65). Die Einlagerungen in diesem vorgeflossenen Endoplasma sind anfänglich in wild wirbelnder Bewegung. Das vorgeflossene Endoplasma bildet nun bald ein neues Ektoplasma, während das überflossene, untergelagerte, alte Ektoplasma allmählich in Endoplasma umgewandelt wird. (Pénard, 1890, Rhumbler, 1898.)

Nahrungsaufnahme. Sie ist eng mit der fliessenden Bewegung der Amöben, mit ihrer Lobopodienbildung verknüpft. Rhumbler (1898) unterscheidet zwei Arten der Nahrungsaufnahme, die erste, schon längst bekannte, ist die Nahrungsumfliessung, die zweite die Nahrungseinziehung oder der Nahrungsimport. Bei der Nahrungsumfliessung wird irgend ein Fremdkörperchen, das dabei passiv liegen bleibt, von Lobopodien der gewöhnlichen Art umflossen (Fig. 64). Bei einzelnen Amöben geschieht dies nur am nachgezogenen Hinterende

des dahinfliessenden Körpers. Bei der zähflüssigen A. verrucosa geschieht die Umfliessung so langsam, dass z. B. bei einer Beobachtung ein Exemplar zur Einschliessung eines bloss 25 μ im Durchmesser grossen Zoogloeahäufchens (Zooglöen sind durch Gallerte zusammengehaltene Häufchen von Bacterien) 5 Minuten bedurfte.

Beim Nahrungsimport (Fig. 66) wird der Fremdkörper in die Amöbe hineingezogen, wobei letztere unter Umständen keine irgendwie hervortretenden Bewegungen macht. Zwischen beiden Formen giebt es selbstverständlich Uebergänge. Interessant ist das Vermögen gewisser Amöben, besonders der Amoeba verrucosa, Algenfäden, die bedeutend länger als ihr Körper sind, einzuziehen und dabei aufzuknäueln. Rhumbler hat einen Algenfaden von 540 μ von einer bloss 90 μ grossen Amöbe während stundenlanger Arbeit zu einem dichten

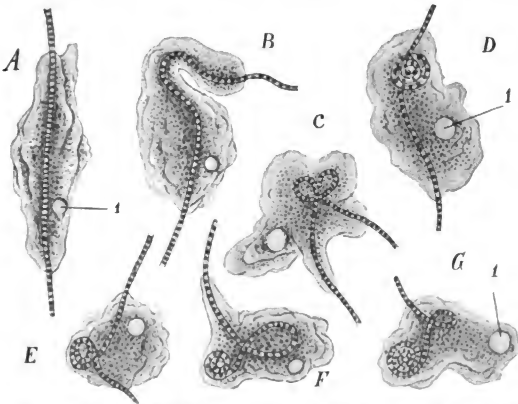


Fig. 66. **Amoeba verrucosa** mit dem Import und der Aufrollung von Oscillarienfäden beschäftigt. *A—C* Ein Exemplar in viertelstündigen Pausen gezeichnet. *D* Dasselbe Exemplar nach mehreren Stunden. *E—G* Ein anderes Exemplar in grösseren Zeiträumen gezeichnet. *E* Die Einfuhr wird in kugeligem Zustand besorgt. *F* Ein Lobopodium dringt auf den Algenfaden vor. *G* Das Lobopodium ist zurückgezogen worden. *1* Pulsirende Vacuole. Nach Rhumbler 1898, ganz unwesentlich verändert.

Knäuel aufrollen sehen. Die Amöbe geht dabei in folgender Weise vor (Fig. 66). Sie umfliesst etwa einen Oscillariafaden in seiner Mitte und nun beginnt an beiden Stellen, wo der Oscillariafaden frei aus der Amöbe vorragt, je ein Lobopodium vorzutreten, den Algenfaden weiter umfliessend. Dann krümmt sich das eine oder das andere Lobopodium zurück und verschmilzt schliesslich mit der Hauptmasse des Körpers, wodurch der Oscillariafaden im Inneren der Amöbe geknickt wird. Oder die beiden Lobopodien contrahiren sich einfach, wodurch der Oscillariafaden von zwei entgegengesetzten Seiten in das Innere der Amöbe hineingezogen wird und sich hier in eine Windung legen muss. Dann fliessen wiederum Lobopodien um den frei vorragenden Algen-

faden herum vor, biegen sich wiederum zurück oder ziehen sich wiederum zurück, und so geht der Vorgang weiter. Bisweilen bewegt sich bei dem Import die Amöbenoberfläche überhaupt nicht: der Faden dringt, wie aufgesogen, ohne besondere sichtbare Anstrengungen der Amöbe in den Amöbenkörper von zwei Enden aus ein.

Ein Hungergefühl oder ein Gefühl der Uebersättigung scheint bei A. verrucosa nicht vorzukommen. Der Nahrungsaufnahme wird, wenn Nahrung in Ueberfluss vorhanden ist, nur durch die Grösse des Amöbenkörpers eine Grenze gesetzt. Eine Auswahl der Nahrung findet nicht statt. Unverdauliche Körperchen, z. B. Quarzkörnchen, werden ebenso gut umflossen wie verdauliche.

Verdauung. Um die aufgenommenen Nahrungspartikelchen (mikroskopisch kleine Algen, Infusorien, Flagellaten, Rotatorien, Bacterien, Zooglöen, Protozoen- und Protophytencysten, Eier niederer Thiere, thierische und pflanzliche Detrituspartikelchen u. s. w.) bilden sich gewöhnlich im Entoplasma Nahrungsvacuolen, d. h. Wasseransammlungen, in welche von Seiten des umgebenden Protoplasmas Säuren und Fermente abgeschieden werden. Durch diese werden die verdaulichen Bestandtheile der Nahrung in der Nahrungsvacuole gelöst und können dann vom umgebenden Protoplasma assimilirt werden. Den Hergang der Verdauung kann man sehr schön bei A. verrucosa an einem und demselben Oscillarienfaden beobachten, wenn die Amöbe noch an dem Importe eines Fadens arbeitet, dessen in den Amöbenkörper eingeführtes anderes Ende bereits vollkommener Verdauung unterlegen ist. Das hellbläuliche Grün des freien Fadenendes geht allmählich innerhalb der Amöbe in Dunkelgrün über, das Dunkelgrün wandelt sich dann in Hellgelb um, das Hellgelb in Gelbroth, das Gelbroth in Braun, das Braun schliesslich in Braunroth. Im Gebiete des Gelbroth, Braun und Braunroth verliert die Alge ihre Fadennatur (offenbar wird ihre Cellulose aufgelöst), sie zerbricht in unregelmäßig zusammengebackene Stücke, die schliesslich in braunrothe Krümel zerfallen. Sie bezeichnen die Endstufe der Verdauung und werden als Fäkalien ausgestossen. Bei einem langen Oscillarienfaden kann die Verdauung 3—5 Tage dauern (Rhumbler, 1898).

Defäkation. Nach vollendeter Verdauung werden die Nahrungsvacuolen zu Kothvacuolen. Sie treten an die Oberfläche und entleeren unter Platzen die enthaltenen unverdauten Nahrungsreste. Oder es treten die Fäkalien, ohne dass sich Kothvacuolen bilden, langsam durch das Ectoplasma aus dem Körper aus.

Excretion. Von der wahrscheinlichen Entleerung von gelösten Excreten durch die pulsirende Vacuole wurde oben schon gesprochen. Es kommt nun vor, dass aus dem Körper zu entfernende Producte des Stoffwechsels als geformte Secrete (Excretkörnchen) im Protoplasma auftreten, um nach Art der Fäkalien aus ihm nach aussen zu gelangen.

Reizbarkeit. Die Art und Weise, in welcher die Amöben auf äussere Reize reagiren, ist besonders von Verworn (1889, 1897) studirt worden.

1) Licht- oder photische Reize. Von einer bestimmten Reaction der Amöben auf Lichtreize durch Bewegungen ist nichts bekannt. Sie scheinen durch Licht nach dieser Richtung nicht reizbar zu sein. Dagegen scheinen gewisse Beobachtungen nach Rhumbler (1898)

darauf hinzuweisen, dass helle Belichtung die Nahrungsaufnahme verhindert oder erschwert, dass sie aber die Defäcation fördert. Thatsächlich kann man bei den mit dem Spiegel stark belichteten Amöben unter dem Mikroskop die Nahrungsaufnahme nur selten beobachten. Wahrscheinlich geschieht die Nahrungsaufnahme vorwiegend in der Nacht, die Defäcation am Tage. — Die verwandte Pelomyxa reagirt nach Engelmann (1879), in der Dunkelheit kriechend, bei plötzlicher Belichtung in der Weise, dass sie sich plötzlich zur Kugel contrahirt.

2) Röntgenstrahlen (Schaudinn, 1899). Amoeba lucida Gruber wurde 14 Stunden lang der Einwirkung der Röntgenstrahlen ausgesetzt und erwies sich gegen dieselben sehr empfindlich. Schon nach 4 Stunden zeigte sich der Körper kugelig abgerundet und nach 6 Stunden waren seine Contouren ganz glatt. Hierbei hatte sich das hyaline Ektoplasma scharf von dem körnigen nnd grob vacuolären Endoplasma abgegrenzt und umgab als gleichmässig dicke, helle Zone die Endoplasmakugel. Die Vacuolen des Endoplasmas flossen zu grossen Hohlräumen zusammen. Der Körper nahm allmählich immer mehr Wasser auf und quoll dabei stark auf; die hyaline Ektoplasmaschicht wurde bei der Ausdehnung des Körpers dünner; schliesslich platzte die dünne Hülle an einer Stelle und explosionsartig wurde das ganze Endoplasma nach allen Seiten auseinandergesprengt. Nach 10 Stunden waren auf diese Weise alle Amöben in kleine Körnerhaufen zerfallen. Die Controllthiere waren unversehrt. Aehnlich verhielten sich A. princeps Ehrb. (Abkugelung) und Pelomyxa palustris Greeff. Das apathische Trichosphaerium sieboldi Schn., eine mit den Thekamoeben entfernt verwandte, marine Form reagirt nicht. Die übrigen Rhizopoden reagiren, soweit bekannt, im Allgemeinen durch Einziehen der Pseudopodien und späteren Zerfall.

4) Elektrische Reize (Verworn, 1889) (Fig. 61 u. 62). Unter dem Einflusse eines constanten galvanischen Stromes geht Amoeba proteus, wenn sie ihre Lobopodien nach verschiedenen Richtungen hin ausgestreckt hatte, in die typische Form der Amoeba limax über, d. h. die langgestreckte Form, bei der das Protoplasma in einer einzigen Richtung fliesst, so dass der ganze Körper gewissermaassen ein einziges dickes, grosses Lobopodium bildet. Die Richtung, nach der die Amöbe fliesst, ist die nach der Kathode. Aehnlich verhalten sich A. verrucosa und A. diffluens: die Amöben sind negativ galvanotaktisch (galvanotropisch). Auf einzelne Inductionsschläge hin ziehen nach Engelmann (1869) Amöben ihre Lobopodien ein und kugeln sich ab.

5) Thermische Reize. Amoeba limax (Fig. 63) zieht sich bei über 35 ° C kugelig zusammen und verharrt in dieser Wärmestarre; dieselbe Erscheinung zeigt sich bei 0 ° und darunter (Kältestarre). Zwischen 0 ° und 35 ° wirkt die zunehmende Temperatur erregend auf alle Lebensvorgänge, besonders auch auf die Protoplasmabewegung.

Bei 35 ° C (diese Temperatur muss erreicht sein) ist A. limax negativ thermotaktisch, sie kriecht von der Stelle höherer Temperatur nach der Richtung niederer Temperatur. Das Nähere bei Verworn, 1897 (vergl. auch Fig. 67).

6. Chemische Reize. Dieselben bewirken im Allgemeinen bei den Amöben (und den übrigen Sarcodina) ein Zurückziehen der Protoplasmafortsätze und eine Abkugelung des Körpers. Im Uebrigen hat Verworn (1897) Folgendes constatirt: „In faulenden Heuaufgüssen findet man an der aus Bacterienfilzen bestehenden Oberflächenhaut oft unzählige Massen kleiner Amöben. Auf den Objectträger gebracht, besitzen die

Hunderte und Tausende von Amöben zunächst im Wesentlichen Kugelform. Allmählich beginnen sie breitlappige Lobopodien auszutreiben und zwar nach verschiedenen Richtungen hin, so dass sie die Form einer

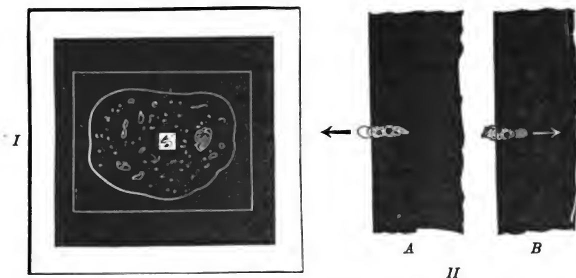


Fig. 67. **Negative Thermotaxis der Amöben.** *I* Auf einem grossen Deckglas befindet sich eine Wassermasse mit vielen Amöben. Das Deckglas liegt über einem schwarzen Grunde, der in der Mitte einen scharfen, viereckigen Ausschnitt hat. Durch Verschieben des Deckglases kann eine Amöbe gerade so eingestellt werden, dass sie beim Verfolg ihrer Kriechbahn über die Grenze des Ausschnittes kriecht, *II A*. Wird dann plötzlich das concentrirte Sonnenlicht vom Mikroskopspiegel durch den Ausschnitt gelassen, so kriecht die Amöbe sofort wieder in das kühle Dunkel zurück, *II B*. Die Pfeile geben die Kriechrichtung an. *II A* und *B* stark vergrössert. Nach VERWORN, 1897.

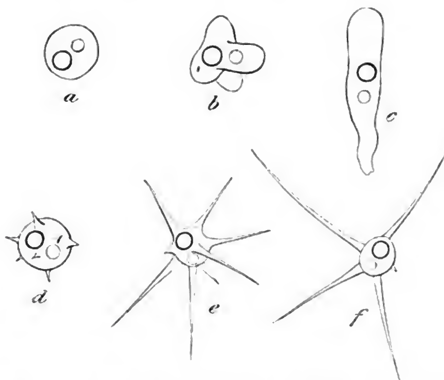


Fig. 68. **Amoeba limax,** *a* contrahirt; *b* im Beginn der Lobopodienbildung (Proteusform); *c* gewöhnliche Limaxform; *d*, *e*, *f* Formen nach Zusatz von Kalilauge; *d* im Beginn der Einwirkung, *e*, *f* Radiosaformen. Nach VERWORN, 1897.

Amöbe annehmen, die als Amoeba proteus (princeps) bekannt ist. Allein bald bildet sich eine Hauptrichtung des Kriechens heraus, indem die ganze Amöbe gewissermaassen ein einziges langes Lobopodium vorstellt und die Form der Amoeba limax annimmt. In dieser Form kriechen die Amöben sämmtlich dauernd umher, so lange sie nicht gestört werden. Verändert man nunmehr die Zusammensetzung des Mediums, indem man das Wasser durch Zusatz von Kalilauge sehr schwach alkalisch macht, so beobachtet man Folgendes. Die Amöben ziehen sich zunächst sämmtlich wieder kugelig zusammen, aber bald darauf treten an den Kugeloberflächen feine spitze Pseudopodien hervor, die länger und länger werden und schliesslich wie lange spitze Dornen erscheinen. So nehmen die Amöben im Laufe von etwa 15—20 Minuten die Gestalt einer sehr charakteristischen Amöbenform an, die unter dem Namen Amoeba radiosa als besondere, sehr gut abgegrenzte Amöbenform in der Systematik bekannt ist, und in dieser Form, deren Bewegungen sehr träge sind, verharren die Amöben, solange die alkalische Beschaffenheit des Mediums andauert. Bringt man sie wieder in ihr gewöhnliches Wasser, so wandelt sich ihre Gestalt allmählich wieder zu der gewöhnlichen Limax-Form um.“ Vergl. Fig. 68.

In einer sauerstofffreien Atmosphäre stellen die Amöben und Rhizopoden ihre Lobopodien- resp. Pseudopodienbildung ein, um sie bei Sauerstoffzufuhr wieder aufzunehmen.

7) Mechanische Reize. Erschütterungen, besonders rhythmisch sich wiederholende, bewirken bei den Amöben Einziehen der Lobopodien, Abkugelung des Körpers und kürzeres oder längeres Verharren in diesem Ruhezustand (mechanischer Tetanus).

Encystirung. Die Erscheinungen des Zurücktretens der Lobopodien oder Pseudopodien und der Abkugelung des Körpers treten bei den Sarkodinen sehr häufig als Reactionen auf äussere schädigende Einflüsse der verschiedensten Art ein und sind häufig von der Erscheinung der Encystirung begleitet. Der Körper scheidet eine resistente Cystenhülle aus. Solche Schalencysten bewahren die Thiere vor dem Erfrieren, dem Eintrocknen, dem Zugrundegehen im verdorbenen Wasser, dem Hungertode etc. In günstiger Umgebung treten die Thierchen wieder aus den sich öffnenden Cystenhüllen hervor.

Bei den Amöben sind echte Schutzcysten, wie es scheint, noch nicht beobachtet. Höchstens dass nach der Abkugelung des Körpers die äussere Schicht des Plasmas etwas erhärtet. Die Erscheinung tritt gelegentlich auch nach reichlicher Ernährung auf: Verdauungscysten. Ueber die Fortpflanzungscysten siehe unten.

Merotomie (Balbiani). Unter Merotomie versteht man das Zerschneiden einer lebenden Zelle in zwei oder mehr Stücke. Sie hat den Zweck, zu beobachten, wie sich die differenten Stücke für sich verhalten. Hofer (1889) zerschnitt Exemplare von Amoeba proteus je in zwei Stücke, ein kernhaltiges und ein kernloses (Fig. 69). Die kernhaltigen verhielten sich wie intacte Amöben. Die kernlosen gingen schliesslich immer zu Grunde, doch lebten sie durchschnittlich noch 9—10 Tage. Ihre Bewegungen wurden verändert, sie verloren die Fähigkeit, sich an der Unterlage anzuheften (die Fähigkeit, Klebstoff abzusondern?) und wurden kleiner (Austritt von Wasser?). Hingegen wurde durch die Entfernung des Kernes weder die Sauerstoffaufnahme, noch auch die Excretion aufgehoben. In den kernlosen und zugleich vacuolenlosen Stücken trat je eine

neue pulsirende Vacuole auf, dagegen waren kernlose Stücke nicht im Stande, verdauende Secrete abzusondern.

Fortpflanzung. Bei allen Amöben kommt die Fortpflanzung durch Theilung vor. Bei einigen Formen wurde daneben noch Fortpflanzung durch Sporenbildung beobachtet.

1) Theilung. Die Theilung der Amöben erfolgt entweder unter directer oder unter einer Art mitotischer Theilung des Kerns.

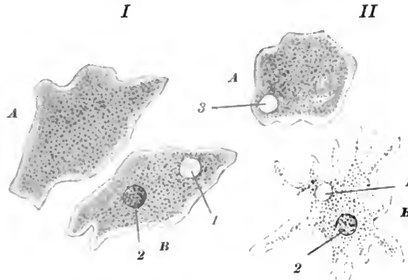


Fig. 69. **Amoeba proteus. Merotomie.** *I* Unmittelbar nach der Durchschneidung, *II* am zweiten Tage nach der Durchschneidung. *A* Kernlose Hälfte, *B* kernhaltige Hälfte, *1* alte contractile Vacuole, bei der Durchschneidung der Hälfte *B* zugetheilt, *2* Kern, *3* in der Hälfte *A* neu aufgetretene contractile Vacuole. Nach BRUNO HOFER, 1889.

Directe Kerntheilung wurde von F. E. SCHULZE (1875) bei Amoeba polypodia SCHULZE (Fig. 70) und von SCHAUDINN (1894) bei A. crystalligera GRUBER beobachtet.

Der Kern schnürt sich ein und wird hantelförmig. Die beiden Kugeln der Hantel rücken auseinander. Das dünner und länger werdende Verbindungsstück reisst durch. Die beiden Kugeln sind die Tochterkerne. Jetzt schnürt sich der Plasmaleib, ohne dass die Lobopodienbildung sistirt, ein; diese Einschnürung führt bald zu einer vollkommenen Durchschnürung. Jedes so entstandene Tochterthier hat seinen Kern; dem einen Tochterthier wurde die alte contractile Vacuole zugetheilt; das andere bildet eine neue.

Mitotische Kerntheilung wurde von SCHAUDINN (1895) bei Amoeba binucleata GRUBER (Fig. 71) beobachtet, einer Form, welche stets 2 Kerne besitzt, deren Theilung simultan erfolgt. Bei dieser Amöbe lässt sich die Wabenstructur (alveoläre Structur) des Protoplasmas besonders leicht demonstriren.

2) Sporenbildung. Sie wurde neben der gewöhnlichen Fortpflanzung durch Theilung 1896 von SCHAUDINN bei Paramoeba eilhardi SCHAUD. und 1899 von C. SCHEEL bei Amoeba proteus beobachtet und geht im encystirten Zustande vor sich. Bei Paramoeba eilhardi (Fig. 72) werden vor der Encystirung die Nahrungsreste ausgestossen, die Lobopodien eingezogen, rundet sich der

Körper ab. Dann wird zuerst eine gallertige Hülle ausgeschieden und darauf innerhalb dieser noch eine Membran gebildet. Zuerst zerfällt oder theilt sich der „Nebenkörper“, ein bei P. eilhardi dem Plasma eingelagertes, stark lichtbrechendes, kugeliges oder wurstförmiges Gebilde, in zahlreiche Theilstücke. Dann theilt sich auch

Fig. 70.

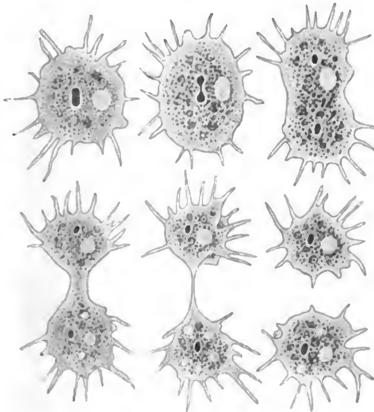


Fig. 71.



Fig. 70. **Amoeba polypodia** M. SCHULTZE, ca. $^{150}/_{1}$. In den successiven Stadien der Theilung. Die helle Stelle ist die contractile Vacuole, der dunkle Fleck der Kern, nach F. E. SCHULTZE, 1875.

Fig. 71. **Amoeba binucleata** GRUBER. Beginn der Theilung; die beiden Kerne in Mitose, nach SCHAUDINN 1895.

der Kern und zwar rasch zu wiederholten Malen (directe Theilung), so dass zahlreiche kleine Kerne entstehen, die sich im Plasma so vertheilen, dass sich zu jedem Nebenkörper ein Kern gesellt. Das Protoplasma zieht sich nunmehr etwas von der Cystenhülle zurück und es gruppiren sich die je von einem Nebenkörper escortirten Kerne zu einem Hof. Um jeden Kern (mit seinem Nebenkörper) sondert sich eine Protoplasmaportion, fortschreitend von der Oberfläche gegen die Tiefe. Das Protoplasma bleibt aber im Centrum zunächst noch ungetheilt. Schliesslich wird aber auch dieser Theil zerklüftet. Die einzelnen Theilstücke oder Protoplasmaportionen kommen dabei unregelmässig durcheinander zu liegen. Schliesslich wird die Cystenhülle gesprengt und es schwärmen die Theilstücke, an denen sich inzwischen Geisselhaare ausgebildet haben, als flagellatenähnliche Zellen aus.

Diese Geisselzellen kann man nicht einfach als Schwärmsporen (Zoosporen) bezeichnen, denn sie pflanzen sich fort, während Zoosporen ohne oder nach erfolgter Conjugation sich direct zu der erwachsenen Form zu entwickeln pflegen.

Bei Paramoeba eilhardi pflanzen sich in der That die ausschwärmenden Theilstücke nach Flagellatenart durch Längstheilung

fort. Sie stellen also eine besondere Generation dar. Es existirt bei P. eilhardi ein Generationswechsel zwischen einer zuerst durch Theilung, dann durch Sporulation sich fortpflanzenden Amöbengeneration und einer durch Längstheilung sich fortpflanzenden Flagellatengeneration.

Die Individuen der Flagellatengeneration (Fig. 72 *E*) sind vorn schräg abgestutzt oder etwas ausgebuchtet. Im Grunde dieser Ausbuchtung öffnet sich der röhrenförmige Cytopharynx. Neben dem Cytostoma entspringen die beiden Geisseln. Im Plasma entwickeln sich bei älteren Individuen zwei grosse gelbliche bis braungelbe Chromato-

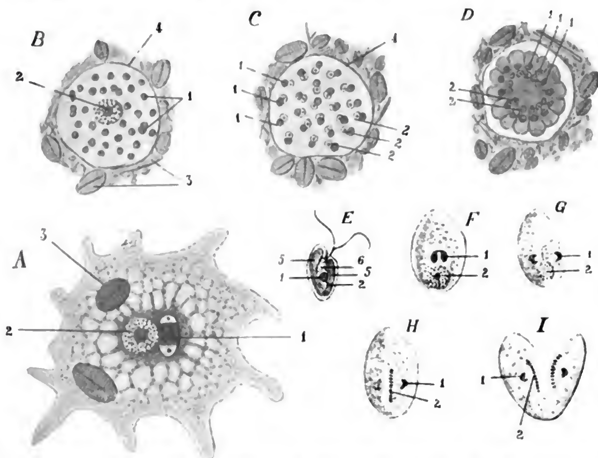


Fig. 72. *A*—*I* **Fortpflanzung und Generationswechsel von Paramoeba eilhardi** SCHAUD. Vergr. bei *A*, *F*, *G*, *H*, *I* ca. $^{1125}/_{1}$, bei *B*, *C*, *D*, *E* ca. $^{600}/_{1}$. *A* Amöbenzustand, *B*, *C*, *D* Sporenbildung im Cystenzustand, *E* der aus der Spore hervorgehende Flagellatenzustand, *F*—*I* Stadien der Längstheilung der Individuen der Flagellatengeneration. *1* Nebenkörper, *2* Kern, seine Abkömmlinge, Derivate seiner chromatischen Substanz, *3* Nahrungskörper (Diatomeen etc.), *4* Cystenhülle, *5* Chromatophoren, *6* Amylum (Stärke-) Körner, nach SCHAUDINN, 1896.

phoren und ferner Stärkekörnchen. Die Thierchen zeigen eine ausserordentliche Aehnlichkeit mit gewissen, schon lange bekannten Arten der Flagellatengattung Cryptomonas. Bei ihrer Fortpflanzung durch Theilung (Fig. 72 *F G H I*) theilt sich zuerst der Nebenkörper, indem er zuerst hantelförmig wird. Dann theilt sich der Kern auf mitotischem Wege.

Die Paramoeba-Flagellaten fallen, indem sie ihre Geisseln und Chromatophoren rückbilden, zu Boden; nehmen eine kugelige Gestalt an und entwickeln Lobopodien. Sie haben nun wieder den Zustand der Amöbengeneration erreicht.

Aus der vorhergehenden Darstellung ist ersichtlich, dass bei den Fortpflanzungserscheinungen von Paramoeba der „Nebenkörper" eine ganz ähnliche Rolle spielt, wie das Centrosoma bei der Theilung der Metazoenzellen.

Auch bei Amoeba proteus geht der Bildung der Fortpflanzungscysten eine Abrundung des Körpers und das Zurückziehen der Lobopodien voraus. Der Unterschied zwischen hyalinem Exoplasma und körnigem Endoplasma verschwindet. Erst nach 5 Tagen ist die Cystenwand vollständig abgeschieden. Die Cyste hat eine kugelige Gestalt und einen Durchmesser von 70—140 μ. Ihre Wand besteht aus 3 Schichten, von denen die äusserste eine 20 μ dicke Gallertschicht darstellt. Bisweilen sind mehrere Cysten in einer gemeinsamen accessorischen Gallertmasse vereinigt.

Während der Encystirung beginnt die Amöbe langsam und unaufhörlich um ihren Mittelpunkt zu rotiren. Diese Bewegung hört erst nach Vollendung der Bildung der Cystenwand auf. Es konnte während einer Ruhepause auch festgestellt werden, dass in regelmässigen Intervallen, alle 74—78 Secunden, viel häufiger als bei der freien Amöbe, eine rhythmisch pulsirende Vacuole nahe der Oberfläche des Protoplasmas, immer an derselben Stelle, auftrat und ihren Inhalt ebenso rhythmisch entleerte.

Wenn die Bildung der Cystenwand vollendet ist, so haben sich inzwischen durch successive amitotische Theilung des Kernes (vielleicht auch durch Knospung desselben) ca. 20 Kerne gebildet, die nun gegen die Peripherie rücken. Sie fahren fort, sich zu vermehren, bis etwa 500—600 Kerne gebildet sind. Dann fängt das Protoplasma, fortschreitend von aussen nach innen, an, sich um die einzelnen Kerne abzugrenzen. Die Cystenhülle erscheint nun bald faserig zerfetzt und locker, schliesslich zerfällt sie und es gelangen die abgegrenzten Protoplasmaportiönchen als junge 10—14 μ grosse Amöbchen ins Freie. Von diesen letzteren wurde festgestellt, dass sie in 2—3 Wochen zu typischen Amoeba proteus-Individuen auswachsen. Der centrale kernlose Theil des Protoplasmas der Cyste wird nicht zur Bildung der Tochterindividuen verwendet. Die ganze Entwickelungsdauer von Beginn der Encystirung bis zum Ausschlüpfen der Sprösslinge beträgt 2½—3 Monate.

Während bei Paramoeba die durch Sporenbildung entstandenen Sprösslinge eine besondere, sich durch Theilung fortpflanzende Flagellatengeneration bilden, werden sie bei Amoeba proteus direct wieder zu Amöben.

II. Coelospathis ancorata Haeckel

ist ein Beispiel eines besonders in seinem Skeletbau äusserst complicirten einzelligen Wesens.

Coelospathis ist ein Vertreter derjenigen Sarkodinen, bei denen (Foraminifera, Heliozoa, Radiolaria) die Organellen der Bewegung und Nahrungsaufnahme als Pseudopodien entwickelt sind. Die Pseudopodien sind lange, sehr dünne Protoplasmafäden, die vom Zellenleib nach allen Richtungen ausstrahlen, langsam vorgestreckt und langsam wieder zurückgezogen werden können. Sie sind klebrig und zeigen die Neigung, an Stellen, wo sie sich begegnen, mit einander zu verschmelzen, Netze und Anastomosen zu bilden.

Coelospathis gehört zu der Unterklasse der **Radiolarien**, einer ausserordentlich formenreichen Abtheilung mariner Sarkodinen, die durch folgende Organisationsverhältnisse ausgezeichnet ist.

Der Zellleib ist ursprünglich kuglig und durch eine ebenfalls ursprünglich kuglige **Kapselmembran** (Fig. 74 *km*) von chitinähnlicher Beschaffenheit in 2 Theile getheilt, in den intracapsulären und den extracapsulären Zellleib. Der erstere, die sogenannte **Centralkapsel**, besteht aus dem **intracapsulären Protoplasma** (*ip*) und dem grossen bläschenförmigen **Zellkern** (*n*). Im Plasma können sich verschiedene Einschlüsse: Fetttröpfchen, Öltröpfchen (*öt*), Eiweisskrystalle, Vacuolen, Pigmentkörperchen, vorfinden. **Pulsirende Vacuolen fehlen.** Die Kapselmembran besitzt Oeffnungen, durch welche das intercapsuläre Protoplasma mit dem extracapsulären in Verbindung tritt.

Fig. 73.

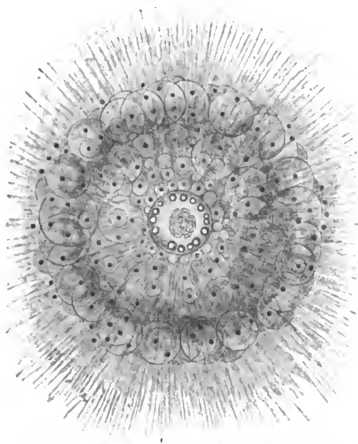


Fig. 74.



Fig. 73. **Thalassicolla pelagica** HAECKEL. Im Centrum der Kern (Binnenbläschen) mit gewundenem Nucleolus, darum die Centralkapsel mit Oelkugeln, um diese der extracapsuläre Weichkörper mit Vacuolen (extracapsuläre Alveolen), gelben Zellen (schwarz) und Pseudopodien; aus HERTWIG's Lehrbuch. Grösse 1—4 mm.

Fig. 74. **Thalassoplancta brevispicula** HAECKEL. Ein Ausschnitt des Körpers. Nach HAECKEL. *km* Kapselmembran, *ip* intracapsuläres, *ep* extracapsuläres Protoplasma, *n* Kern, *nl* Kernkörperchen, *öt* Oeltropfen, *ca* alveoläres Calymma, *rp* Protoplasma an der Oberfläche des Calymma, *s* Spicula. Grösse 2,5 mm.

Der extracapsuläre Theil des Zellenleibes besteht von innen nach aussen 1) aus einer dünnen Schicht von extracapsulärem Protoplasma, welche der Kapselmembran aussen anliegt (*ep*), 2) einer dicken Lage einer im Leben glashell durchsichtigen, farblosen Gallerte von häufig alveolärem Bau, **Calymma** genannt (*ca*). Dieses Calymma ist

seinerseits wieder bedeckt von einem dünnen Protoplasmanetz, dem Sarcodictyum, von welchem die Pseudopodien ausstrahlen und das die hauptsächliche Bildungsstätte der wunderbar mannichfaltigen Skelete der Radiolarien (die nur bei niederen Formen fehlen) ist. Das Calymma ist durchzogen von einem grobmaschigen Flechtwerk von Protoplasma, das das oberflächliche Plasmanetz mit der dünnen Lage von Plasma verbindet, welche die Kapselmembran bedeckt. Auch der extracapsuläre Theil des Zellenleibes kann verschiedene Einschlüsse enthalten.

Die Radiolarien werden in 4 Ordnungen eingetheilt. Coelospathis gehört zu derjenigen der Phaeodaria und besitzt folgende Merkmale dieser Ordnung.

Die Centralkapsel ist nicht streng kuglig, sondern einaxig, in der Richtung der Axe leicht abgeplattet. Ihre Membran ist doppelt (Fig. 76, 4 u. 5), die äussere Membran dicker und fester als die innere. Sie besitzt nur eine grosse kreisrunde Hauptöffnung, an welcher die äussere und die innere Membran ineinander übergehen. Im Leben kleben die beiden Membranen dicht aneinander; nach dem Tode heben sie sich von einander ab und erscheinen durch einen klaren Zwischenraum getrennt. Die Hauptöffnuug (Osculum) am oralen, beim frei im Wasser flottirenden Thiere wohl nach oben gerichteten Pole der Hauptaxe ist von einem kreisrunden Strahlendeckel (Astropyle oder Operculum radiatum) verschlossen, aus dessen Mitte sich eine Röhre, der Rüssel (Proboscis), erhebt, mit kreisrunder terminaler Oeffnung, zum Durchtritt des intracapsulären Protoplasmas. Ausser dieser Hauptöffnung existiren noch zwei Nebenöffnungen der Centralkapsel, je eine zu Seiten des aboralen Poles der Hauptaxe. Jede Nebenöffnung ist kurz röhrenförmig ausgezogen. Die Ebene, in welcher die 3 Oeffnungen liegen, wird als Frontalebene bezeichnet (vergl. die Fig. 75, 76 u. 77).

Der in der Centralkapsel liegende bläschenförmige Kern ist gross und enthält in einem Kerngerüst eingelagert zahlreiche Chromatinkörperchen. Das intracapsuläre Protoplasma zeigt eine Differenzirung in eine dünne fibrilläre Rindenschicht (Fibrillen contractil?) und eine körnige Markmasse mit Fettkörnchen enthaltenden Vacuolen.

Im Calymma liegt in der Umgebung des Strahlendeckels (also excentrisch im basalen oder oralen Theil des Körpers) eine Masse von dunkelgefärbten (braunen, grünen, rothen) Pigmentkörnern (Phaeodium), durch welche der Rüssel des Strahlendeckels hindurchtritt. Die Bedeutung dieses Pigmentkörpers ist unbekannt.

Wie die grosse Mehrzahl der Radiolarien, besitzt Coelospathis ein Skelet, und zwar ein sehr complicirtes, bestehend aus einem carbonischen Silicat (einer Verbindung von organischer Substanz mit Kieselerde).

Die Unterordnungen, Familien, Gattungen und Arten der Phaeodarien werden hauptsächlich nach der Beschaffenheit des Skeletes unterschieden, das wir nun für Coelospathis ancorata beschreiben wollen (Fig. 77).

Die Centralkapsel ist eingeschlossen in einer zweiklappigen Gitterschale (15). Jede Schalenklappe ist halbkuglig. Der freie Rand der einen Schalenklappe ist von dem der anderen durch einen überall gleichmässig breiten, offenen Spalt getrennt. Dieser Spalt liegt in der Frontalebene, so dass die 3 Oeffnungen der Centralkapsel in ihn münden. Die beiden Klappen liegen also zu beiden Seiten der Frontal-

ebene. Sie sind äusserst dünnwandig und in unregelmässiger Weise durchlöchert.

Jede Schalenklappe dieser inneren Gitterschale trägt auf ihrem oralen Theile einen symmetrischen, helmförmig gewölbten Aufsatz, dessen convexer Scheitel nach dem oralen Pol gerichtet ist, den Helm (Galea) (16). Die beiden Helme sind an der zweiklappigen Gitterschale durchaus symmetrisch angebracht und liegen in einer die Frontalebene kreuzenden Ebene, die man als Sagittalebene bezeichnet.

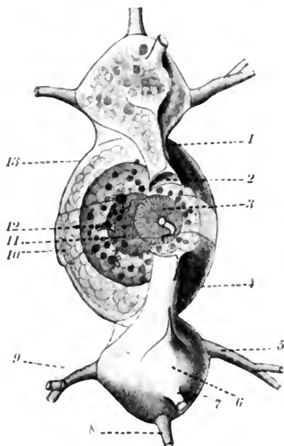


Fig. 75. **Coeloplegma murrayanum** HAECKEL. Schräge Frontalansicht der inneren zweiklappigen Schale (halb von vorn, halb von rechts). Der Rüssel der Astropyle (*3*) tritt aus der frontalen Gürtelspalte zwischen den Mündungen (*2*) der beiden Nasenrohre (*1*) hervor. *1* Nasenrohr, *2* Mündung desselben, *3* Astropyle, Strahlendeckel, *4* zweiklappige innere Gitterschale, die Gitterung nicht dargestellt, *5*, *7*, *8*, *9* Griffelröhren, welche vom Helm (*6*) entspringen, *6* Helm, *10* Centralkapsel (die Verweislinie hört etwas zu früh auf), *11* Nucleus, *12* intracapsuläre Krystalle, *13* wie *4* Klappe der inneren Gitterschale. Nach HAECKEL, 1888.

Jeder Helm verlängert sich in sagittaler Richtung zu einem Rohr, dem sogenannten Nasenrohr (Rhinocanna [Fig. 75, 1]), das an der Wandung der Schalenklappe bis nahe zur vorragenden Proboscis hinzieht, wo es offen ausmündet (2). Die Proboscis liegt also mitten zwischen den beiden einander gegenüber liegenden Nasenöffnungen. Eine Kieselbrücke (Frenulum [Fig. 77, 17]) ist zwischen jeder Nasenöffnung und der Spitze der zugehörigen Galea in genau sagittaler Richtung ausgespannt. Die Kie-

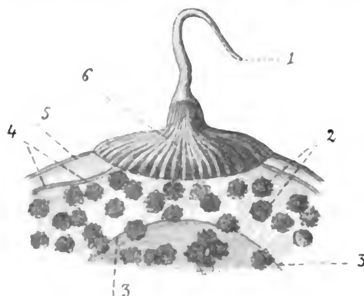


Fig. 76. **Coeloplegma murrayanum** HAECKEL. **Lateralansicht der Astropyle** (*6*). *1* Oeffnung ihres Rüsselfortsatzes, *2* intracapsuläre Krystalle, *3* Kern, *4* innere Membran der Centralcapsel, *5* äussere Membran derselben, *6* Strahlendeckel oder Astropyle. Nach HAECKEL 1888.

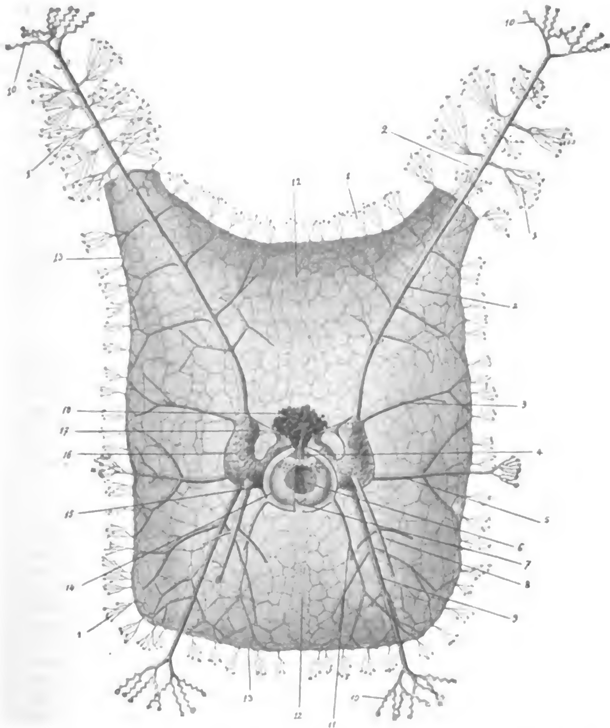


Fig. 77. **Coelospathis ancorata** HAECKEL. Laterale Ansicht, *1* Spathillen oder Ankerpinsel, *2* vordere oder orale Griffelröhre, *3* vordere dichotome Kieselröhre, *4* Strahlendeckel (Operculum radiatum) mit Rüssel (Proboscis), die Hauptöffnung der Centralkapsel (*14*) verschliessend, *5* äquatoriale Griffelröhre, *6* grosser Kern in der Centralkapsel, *7* Ränder der beiden Klappen der inneren Gitterschale (die Gitterung nicht dargestellt). Zwischen ihnen der frontale Schalenspalt, *8* eine der beiden paarigen hinteren Griffelröhren, abgebrochen, *9* die andere, intact, *10* Terminaläste der Griffelröhren (Kränzchen), *11* hintere dichotomische Kieselröhre, zum Theil abgebrochen, *12* Endzweigchen am Rande der beiden Klappen des (äusseren) Gittermantels (*13*), welcher an der ganzen Oberfläche des Calymma entwickelt ist und die Spathillen *1* trägt, *13* äusserer Gittermantel, *14* Centralkapsel, *15* innere zweiklappige Gitterschale, *16* Helm (Galea), *17* Frenulum, *18* ein Theil des Phaeodiums, in dem der Rüssel steckt. Nach HAECKEL, 1888.

selwand der Galea und des Nasenrohrs hat dieselbe Beschaffenheit wie die Schalenklappe, der sie aufgelagert ist. Der Hohlraum der Galea ist gegen den Hohlraum der Schale sowohl, wie gegen die Höhlung der gleich zu besprechenden radiären Röhrenstacheln, durch eine solide (nicht durchlöcherte) Kieselwand vollständig abgeschlossen. Er communicirt nur mit dem Extracapsulum, und zwar durch das Nasenrohr und die Nasenöffnung hindurch. Jede Galea (und das ihr zugehörige Nasenrohr) ist erfüllt von einer Hälfte des Phaeodiums, das übrigens theilweise aus der Nasenöffnung hervorquellen und die Proboscis umlagern kann.

Von den beiden Helmen gehen divergirende Kieselröhren ab, in symmetrischer Anordnung (Fig. 77). Es giebt 2 Arten solcher Röhren, 1) dichotome Röhren, die sich von der Basis an dichotomisch verästeln, 2) Griffelröhren. Diese letzteren sind länger, nicht dichotomisch verästelt, sondern geben gegenständige oder wirtelständige Seitenzweige ab.

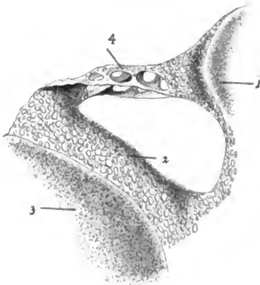


Fig. 78. **Coelospathis ancorata** HAECKEL. Das cylindrische Nasenrohr *2* (man sieht die Gitterung) einer inneren Schalenklappe (Stück derselben in *3* ohne Gitterung dargestellt) und das durchbrochene Frenulum *4*, welches dessen Mündung (links) mit der Kuppe des Helms (rechts) verbindet. *1* Stück des Helms. Nach HAECKEL, 1888.

Die peripheren Aeste der dichotomen Röhren bilden an der Oberfläche des Calymma, indem sie anastomosiren, einen äusseren zweiklappigen Gittermantel, dessen beide Klappen in derselben Weise orientirt sind, wie die der inneren Schale. Die grösseren intracalymmalen Aeste der Griffelröhren sind ihrerseits dichotomisch verästelt und ihre peripheren Zweige betheiligen sich durch Anastomosenbildung ebenfalls an der Herstellung des Gittermantels. Das Netzwerk des Gittermantels ist sehr zart, doch unregelmässig, d. h. seine polygonalen Maschen sind verschieden gross. Die eine Mantelklappe greift am Rande mit frei vorstehenden Endzweigchen ein in entsprechende Endzweigchen des Randes der anderen Klappe, ohne mit ihnen zu verwachsen.

Die Griffelröhren ragen ziemlich weit über den Gittermantel hinaus vor und sind an ihrem Ende mit sogenannten Kränzchen bewaffnet. Die Gattung Coelospathis ist durch den Besitz von 8 Griffelröhren, 4 jederseits, ausgezeichnet. Von diesen 4 sind 2, von denen die eine oralwärts, die andere äquatorial entspringt, unpaar und liegen in der Sagittalebene, 2 sind paarig, aboralwärts gerichtet und divergiren aus der Sagittalebene hinaus.

Der frei vorragende Theil der beiden oralen unpaaren Griffelröhren (Nasalgriffel) trägt quirlförmig oder alternirend gegenständig angeordnete Seitenzweige. Jeder Seitenzweig löst sich dichotomisch in ein Büschel von feinen Endästchen auf, die am Ende

einen zierlichen Anker tragen. Das sind die sogenannten Spathillen. Solche Spathillen kommen ausserdem an der ganzen Oberfläche des äusseren Gittermantels in grosser Menge vor.

Die „Kränzchen“ am freien Ende der Griffelröhren kommen durch dreimalige dichotomische Theilung des Griffels zu Stande. So entstehen 8 dünne, divergirende Endzweige, sogenannte Finger, die im Zickzack verlaufen und alternirend angeordnete Widerhaken tragen. Das Ende eines jeden Fingers ist gekrönt von einem Quirl von 4–6 kleinen zurückgebogenen Zähnchen. Dies gilt speciell für unsere Art ancorata, von der noch zu sagen ist, dass die Nasalgriffel 14—16 Paar Zweige tragen und 3mal so lang sind als die äquatorialen Griffel, die 3—4 Paar Aeste besitzen, ferner doppelt so lang als die paarigen Griffel (letztere mit 4–6 Paar Aesten).

Die allgemeine Gestalt des äusseren Gittermantels ist etwa keilförmig, der Keil circa anderthalbmal länger als breit. Die aborale Basis des Keils, in der Fig. 77 nach unten gerichtet, ist quadratisch, die der Frontalebene parallelen Seitenflächen gleichschenkelig dreieckig, die an der oralen, eingebuchteten Schneide zusammenstossenden Flächen rechteckig. Durchschneiden wir den Keil in der Transversalebene in der Richtung des Aequators der inneren Gitterschale und der Centralkapsel, so sind die beiden Stücke, das orale und das aborale in Form und Organisation durchaus ungleich. Durchschneiden wir den Keil in der Richtung der Frontalebene, so sind die beiden Theilstücke in allen Stücken congruent und dasselbe ist der Fall, wenn der Körper in der Sagittalebene getheilt wird.

Die Grundform eines dergestalt symmetrischen Körpers ist die einer amphitekten oder zweischneidigen Pyramide. Sie würde schon dann in die bilateral-symmetrische (amphipleurische) Grundform übergehen, wenn z. B., wie dies bei verwandten Radiolarien in der That der Fall ist, die eine Schalenklappe grösser und stärker gewölbt wäre als die andere. Dann würde nur noch eine Ebene existiren, die den Körper in zwei symmetrische Hälften theilen würde, nämlich die Sagittalebene und die beiden Hälften wären einander auch nur spiegelbildlich gleich. Der Körper liesse sich dann etwa folgendermaassen orientiren. Der orale Pol liegt vorn, der aborale hinten, die beiden Helme liegen dorsal und ventral, ebenso die beiden Schalenklappen, und zwar die grössere ventral. Die beiden Nebenöffnungen der Centralkapsel liegen rechts und links hinten an der Centralkapsel, die Hauptöffnung vorn. Die beiden Nasalgriffel liegen dorsal und ventral, der dorsale ist nach vorn und nach oben, der ventrale nach vorn und unten gerichtet, u. s. w. Diese Symmetrie wäre die bei den höheren Thieren (einem Insect, einem Fisch etc.) allgemein vorkommende.

Der äussere Gittermantel von Coelospathis anaorata erreicht eine Länge von 2–3 mm, eine Breite von 1,2–2,1 mm. Die Form gehört zu den sehr grossen Protozoen. Einzelne verwandte Phaeodarien erreichen die für Protozoen riesige Grösse von 20—30 mm.

Coelospathis ancorata wurde gefunden im südpacifischen Ocean in einer Tiefe von 2550 Faden und von Haeckel in seinem grossen Werke über die Radiolarien der Chalengerexpedition beschrieben.

Ein Organismus, wie der beschriebene, ist gewiss wunderbar

complicirt, wenn man bedenkt, dass er nur eine einzige Zelle darstellt. Doch hält die physiologische Vervollkommnung lange nicht gleichen Schritt mit der morphologischen Complication, die für uns zum grössten Theil noch unverständlich ist.

Werfen wir einen kurzen Blick auf die Lebensverrichtungen eines Radiolars.

Locomotion. Die Radiolarien schweben, flottiren im Seewasser, indem ihr specifisches Gewicht mit dem des Seewassers übereinstimmt. Die ausstrahlenden Pseudopodien spielen vielleicht dabei eine Rolle, indem sie den Reibungswiderstand vergrössern. Active seitliche Schwimmbewegungen vermögen die Thierchen nicht auszuführen, dagegen vermögen sie im Wasser langsam zu steigen und zu sinken. Da das Protoplasma und das Skelet specifisch schwerer sind als Wasser, wird zum Zwecke des Flottirens ein hydrostatischer Apparat ausgebildet. Dieser besteht in den Flüssigkeitsvacuolen, deren Flüssigkeit specifisch leichter ist als Meerwasser. Die bei der Athmung sich bildende Kohlensäure wird in der Vacuolenflüssigkeit gelöst und auf diese Weise ihr Salzgehalt und damit auch ihr specifisches Gewicht verringert (Brandt 1895/97). In zweiter Linie dürfte auch die Schleimhülle, das Calymma, eine Rolle spielen, indem sie in vielen Fällen specifisch leichter ist als Meerwasser. Auf äussere Reize hin sinken die Radiolarien im Wasser, indem sie einen Theil ihrer Vacuolen oder alle entleeren. Nach Aufhören des Reizes steigen sie wieder unter Neubildung von Vacuolen empor.

Die Nahrungsaufnahme geschieht durch die Pseudopodien. Nahrungspartikelchen bleiben an diesen kleben, werden von ihrem Plasma umflossen und dem extracalymmalen Plasmanetz (Sarcodictyum) zugeführt, wo wohl hauptsächlich in der bei der Amöbe geschilderten Weise die Verdauung stattfindet. Eine wichtige Rolle für die Ernährung der meisten Radiolarien scheinen die Zooxanthellen zu spielen, einzellige Algen, die gewöhnlich in grösserer Zahl symbiotisch im Radiolarienkörper vorkommen, entweder im Extracapsulum (Spumellarien, Nassellarien) oder im Innern der Centralkapsel (Acantharia). Den Phäodarien fehlen sie. Diese Zooxanthellen bilden unter Verwendung der vom Radiolar bei der Athmung ausgeschiedenen Kohlensäure Stärke, die von dem Thierchen als Nahrung benutzt werden soll. Die Circulation wird dadurch bewerkstelligt, dass die gelöste Nahrung durch langsame Protoplasmaströmungen überall hingeführt wird, selbst bis zum Kern im Innern der Centralkapsel.

Excretion und Athmung geschehen osmotisch an der gesammten nackten Oberfläche des extracapsulären Protoplasmas. Die Skelete dienen zum Schutze und zur Stütze, die Ankerhacken und Spathillen wahrscheinlich als Fangorgane. Wenn am Skelet eine ungleichpolige Hauptaxe ausgebildet ist, wird der Schwerpunkt aus dem Mittelpunkt dieser Axe verlagert und es nimmt der Körper eine constante Ruhelage im Wasser ein. Schwerpunkt unter dem Mittelpunkt: Hauptaxe senkrecht: statische Function des Skeletes. Dabei scheint sich der Schwerpunkt bei den einen Formen in der Richtung des oralen, bei anderen in der Richtung des aboralen Poles zu verlagern.

Fortpflanzung. Die allgemeine und zugleich häufigste Form der Fortpflanzung ist die der Sporenbildung. Der Kern in der Centralkapsel theilt sich fortgesetzt, bis eine grosse Anzahl kleiner Kerne gebildet sind, die zerstreut das intracapsuläre Protoplasma be-

völkern. Schliesslich grenzt sich um jeden Kern ein Klümpchen Protoplasma ab. So entstehen zahlreiche kernhaltige, kleine Fortpflanzungskörper, Sporen. Dabei wird das gesammte intracapsuläre Protoplasma ohne Verlust verwendet und sogar noch ein guter Theil des extracapsulären Plasmas, das sich während der Sporenbildung in die Centralkapsel zurückgezogen hatte. Eine jede Spore bildet ein oder zwei bewegliche Geisselhaare aus. Im Verlaufe der Sporulation werden die Pseudopodien des Mutterthieres eingezogen, das extrakapsuläre Protoplasma schrumpft, löst sich von der Centralkapsel los und stirbt ab. Inzwischen ist der Körper im Wasser gesunken. In einer gewissen, oft wohl sehr bedeutenden, Tiefe angekommen, platzt die Kapselwand und die Sporen schwärmen als freibewegliche Schwärmsporen aus.

Seltener ist die Fortpflanzung durch Theilung. Sie wurde bei Polycyttarien und Phäodarien beobachtet. Bei den Polycyttarien führt die fortgesetzte Theilung der Centralkapsel bei wachsendem, sich aber nicht theilendem Calymma zur Bildung von Radiolariencolonien, die sich selbst wieder durch vollständige Theilung (die sich dann auch auf das Calymma erstreckt) vermehren können.

III. Paramaecium

ist ein weiteres Beispiel eines complicirten einzelligen Thieres, aus der Classe der Wimperinfusorien (Ciliata).

Körpergestalt. Typus: Paramaecium caudatum Ehrbg. (Fig. 79). Das zarte, durchsichtige Thierchen, das 0,1—0,3 mm lang wird, ist länglich spindelförmig, doch in charakteristischer Weise asymmetrisch. Man kann an dem Körper ein Vorn und Hinten, eine Dorsal- und eine Ventralseite und eine rechte und linke Hälfte unterscheiden. Diese beiden letzteren sind einander nicht spiegelbildlich gleich, was die Asymmetrie, die Abweichung von der bilateral-symmetrischen Grundform bedingt. Das Vorderende ist abgerundet, doch etwas nach links abgeschrägt. Das Hinterende läuft ziemlich spitz abgerundet aus. Auf der Bauchfläche erstreckt sich von der vorn links gelegenen Abschrägung eine Einsenkung, das „Peristomfeld" allmählich schmäler werdend nach hinten, bis zum „Zellenmund" (2), der annähernd in der ventralen Medianlinie und etwas hinter der Mitte der Körperlänge liegt, und an den sich ein in das Innere des Zellenleibes hineinführendes, S-förmig gebogenes, nach hinten ziehendes Kanälchen, der „Zellenschlund" (4) anschliesst. Der Zellenmund wird auch als Cystostoma, der Zellenschlund als Cytopharynx bezeichnet.

Ein „Zellenafter" (Cytopyge) findet sich halbwegs zwischen Mund und Hinterende. Am Anfang des zweiten und vierten Körperviertels liegt die Oeffnung je einer pulsirenden Vacuole.

P. aurelia (O. F. M.), unserm Typus caudatum sehr ähnlich, unterscheidet sich durch ein breites, abgerundetes, bisweilen fast abgestutztes Hinterende. P. bursaria (Ehrbg.) ist bedeutend kürzer und breiter, dorsoventral etwas abgeflacht, mit fast parallelen Seitenrändern, vorn stark abgeschrägt, hinten breit gerundet. Nahe verwandt mit P. bursaria ist das etwas schlankere P. putrinum (Cl. und L.) (Fig. 81).

Das Protoplasma von Paramaecium zeigt, wie bei allen Wimperinfusorien, eine Differenzirung in ein oberflächliches Ektoplasma und ein inneres Endoplasma.

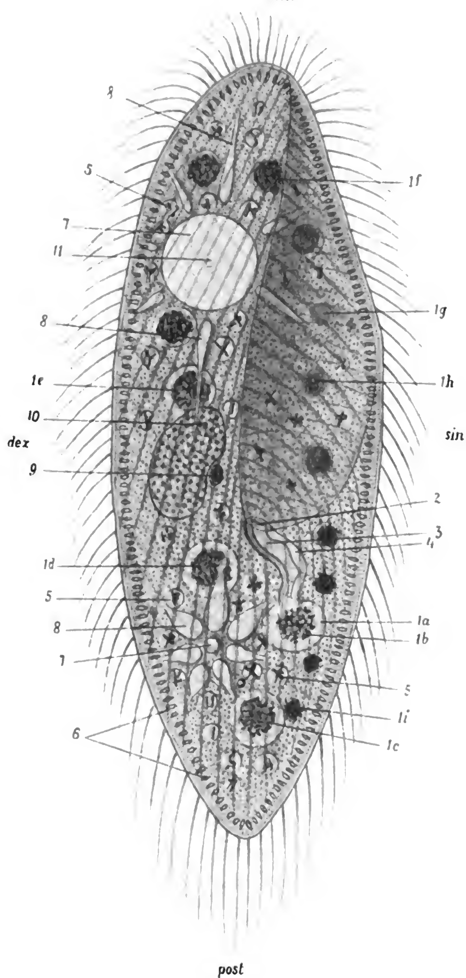

ant.
8
5
7
11
8
1e
10
dex
9
1d
5
8
7
6
1f
1g
1h
sin
2
3
4
1a
1b
5
1i
1c
post

Fig. 79. **Paramaecium caudatum** EHRBG. Combinirte Figur. Zu äusserst die cilientragende Pellicula, darunter die Alveolarschicht und darunter im Corticalplasma die Trichocystenschicht. Der Körper von der Bauchseite gesehen. *ant.* = vorn, *post* = hinten, *sin* = links, *dex* = rechts, *1* die aufgenommene Nahrung (Bacterien), *1a* Wasservacuole, die sich eben aus dem durch den Cytopharynx hinein gestrudelten Wasser gebildet hat und welche ein Häufchen (*1b*) eben hinein gestrudelter Bacterien einschliesst. *1c, 1d, 1e, 1f* Nahrungsvacuolen in Cyclose begriffen, *1g, 1h* zu Kothvacuolen gewordene Nahrungsvacuolen über dem Peristom, *1i* Excrementballen nahe dem After, *2* Cytostoma, *3* undulirende Membran im Cytopharynx, *4* Cytopharynx, *5* Excretkörner in Excretvacuolen, *6* Trichocysten, *7* pulsirende Vacuole, eine vorn, eine hinten, die vordere unmittelbar vor der Entleerung, *8* Bildungsvacuolen, *9* Mikronucleus, *10* Makronucleus, *11* Porus der pulsirenden Vacuole.

Das Ektoplasma lässt selbt wieder 3 Schichten unterscheiden: 1) die Pellicula, 2) die Alveolarschicht und 3) die Corticalschicht.

1) Die Pellicula ist ein den Körper allseitig überziehendes, zartes Protoplasmahäutchen. Bei Einwirkung gewisser Reagentien hebt es sich mitsammt der Alveolarschicht vom Körper ab. Durch

Fig. 80.

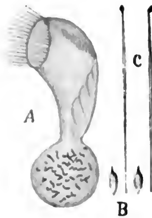


Fig. 80. **Paramaecium aurelia.** O.F.M. *A* Cytostoma, Cytopharynx, undulirende Membran und Verdauungsvacuole, *B* unentladene Trichocysten $^{1280}/_{1}$, *C* explodirte Trichocysten $^{1280}/_{1}$. Nach MAUPAS, 1883.

Fig. 81.

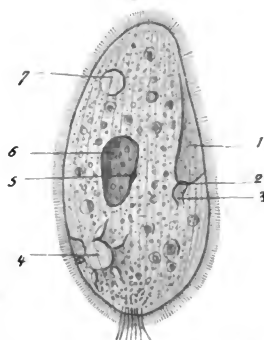


Fig. 81. **Paramaecium putrinum** CL. et L. $^{400}/_{1}$. *1* Peristom, *2* Cytostoma, *3* Cytopharynx, *4* hintere pulsirende Vacuole, von einer Rosette von Bildungsvacuolen umgeben, *5* Mikronucleus, *6* Makronucleus, *7* vordere pulsirende Vacuole, nach ROUX, 1899.

Druck lässt sich das Endoplasma aus der berstenden Pellicula herausquetschen. Dem Vorhandensein einer solchen Pellicula verdankt Paramaecium, wie alle Infusorien seine bestimmte Gestalt, zu der der Körper nach etwa erfolgten Contractionen immer wieder zurückkehrt.

Die Oberfläche der Pellicula zeigt eine eigenthümliche Streifung, die der Ausdruck einer bestimmten Sculptur ist. Die Hauptstreifen ziehen einander parallel in der Längsrichtung, auf der Bauchseite, abgesehen vom Peristomfeld, von links vorn nach rechts hinten. Ein etwas schwächeres System besteht aus die Hauptstreifen annähernd rechtwinkelig kreuzenden Nebenstreifen, die von rechts vorn nach links hinten verlaufen. Dieses doppelte Streifensystem kommt dadurch zu Stande, dass die Oberfläche in regelmässig aneinander gereihte, länglich-sechseckige Feldchen eingetheilt ist, die papillenförmig vorspringen.

Auf dem Peristomfelde nehmen die Streifen einen modificirten Verlauf. Die Längsstreifen, die von hinten kommen, verlaufen auf dem Peristomfelde im Bogen nach rechts, am rechten Peristomrand angekommen biegen sie im Winkel in die Längsstreifen der rechten Hälfte der Bauchseite um, die nach rechts hinten verlaufen. Das schwächere Streifensystem ist auf dem Peristomfeld transveral gerichtet.

Auf der Dorsalseite ziehen die Längsstreifen vom vorderen zum hinteren Körperende in der Richtung von vorn rechts nach hinten links. Die Längsstreifen verlaufen also im Allgemeinen am spindelförmigen Körper in rechtsgewundenen, gestreckten Schraubenlinien.

Die für die Klasse der Wimperinfusorien (Ciliata) charakteristischen locomotorischen und nutritiven Organellen sind die Wimperhaare oder Cilien. Es sind dies kurze, überaus dünne Protoplasmahärchen, nach aussen vorragende Fortsätze der Pellicula, die entweder continuirlich, oder nur zeitweise, schwingende Bewegungen ausführen. Sie unterscheiden sich von den Pseudopodien durch ihre Kürze, ihre rasche schwingende Bewegung in einer Ebene und dadurch, dass sie im Uebrigen nicht formveränderlich sind.

Paramaecium gehört zu den holotrichen Infusorien, deren Pellicula über und über und gleichmässig mit im Allgemeinen gleich langen Cilien bekleidet ist. Bei unserem Typus P. caudatum, ferner ganz besonders deutlich bei P. putrinum Cl. et L. (Fig. 81), nicht aber bei den anderen Arten der Gattung, zeichnen sich die Cilien am hinteren Körperende durch grössere Länge aus und man vermuthete früher, dass sie specieller im Dienste der Tastempfindung stehen.

Was die Anordnung der Cilien anbetrifft, so glaubte man früher, dass jedes der oben erwähnten sechseckigen, papillenförmig vorspringenden Feldchen auf der Höhe der Papille ein einziges Wimperhaar trage, woraus sich von selbst zu ergeben schien, dass die Cilien in Reihen angeordnet sind, deren Verlauf mit der Streifung der Cuticula übereinstimmt. Neuerdings aber hat sich Bütschli (in Joukowsky, 1898) davon überzeugt (bei P. caudatum), dass die Cilien in Grübchen der Oberfläche sitzen.

Ueber die approximative Zahl der Cilien gehen die Ansichten der Forscher weit auseinander. Ehrenberg schätzte die Zahl bei Par. aurelia auf 2640, Schumann auf 10000—14000, Maupas bei ca. 0,04 mm grossen Exemplaren ($^1/_4$—$^1/_5$ der Maximalgrösse) auf 350. Bütschli hält diese letztere Zahl für viel zu niedrig und glaubt, dass wohl Ehrenberg's Schätzung ziemlich zuverlässig sei.

Fangen die Cilien an nach hinten zu schlagen oder zu schwingen, so beginnt die Locomotion. Es ist ein leichtes und rasches gleichmässiges Durchgleiten des Wassers. Die Schwimmbahn ist geradlinig oder, genauer, eine langgestreckte Schraubenlinie. Nicht selten schwimmen die Thierchen rückwärts, wobei ihr Körper etwas verkürzt erscheint. An der Nahrung halten sie sich auf, die Cilien werden vorübergehend regungslos, während der Körper sich verkürzen, verlängern, umdrehen kann. Bei der frei schwimmenden Locomotion dreht sich der Körper um seine Längsaxe, was mit dem Verlauf der Cilienlängsreihen in Schraubenlinien zusammenhängt.

Nach JENSEN beträgt die absolute Kraft des Wimperapparates von Paramaecium 0,00158 mg, was dem 9-fachen Körpergewicht gleichkommen soll. Der Quadratcentimeter flimmernder Fläche habe eine Kraft von 21 mg.

Das specifische Gewicht von Paramaecium hat JENSEN (1893) zu 1,25 bestimmt.

2) Die Alveolarschicht. Unter der Pellicula liegt eine dünne Schicht, die auf dem optischen Durchschnitt sehr fein und senkrecht zur Oberfläche gestrichelt erscheint. Die Schicht hat eine äusserst feine Wabenstructur und die eben genannten Striche oder Streifen entsprechen den Scheidewänden zwischen den mit Flüssigkeit erfüllten Alveolen oder Wabenzellen. Entsprechend dieser Structur erscheint die Schicht bei Oberflächenbetrachtung äusserst fein polygonal gefeldert. Besondere Differenzirungen der Alveolarschicht sind in der Längsrichtung den Körper umziehende contractile Fibrillen, die „Myoneme“, welche die bei Paramaecium nicht sehr ausgiebigen Contractionen des Körpers bewirken.

3) Unter der Alveolarschicht, von ihr scharf abgegrenzt, liegt eine dünne Schicht hyalinen Plasmas, das sich vom Endoplasma durch etwas grössere Festigkeit unterscheidet. Nahrungskörperchen treten niemals in dieses Corticalplasma ein. Das Corticalplasma ist der Sitz eigenthümlicher Gebilde, die als Trichocysten bezeichnet werden. Es sind spindelförmige, hyaline, farblose Stäbchen (Fig. 80 *B* u. *C*), bestehend aus einer plasmaartigen Substanz, doch stärker lichtbrechend als Protoplasma. Bei P. aurelia haben sie eine Länge von 4 μ. Sie liegen, senkrecht auf die Oberfläche gestellt, in einer einschichtigen, gleichmässig über den ganzen Körper ausgebreiteten Lage (Fig. 79, 6) in grosser Zahl im Corticalplasma und zeigen die auffallende Erscheinung, dass sie bei Einwirkung stärkerer äusserer Reize auf das Thier plötzlich zu Fäden ausschnellen, die bei P. aurelia eine Länge von 33 μ erreichen. Dabei werden sie zum grossen Theil aus dem Körper heraus geschleudert. Auf Grund einzelner, bei anderen Infusorien gemachter, Beobachtungen ist man geneigt, in den Trichocysten Angriffs- und Vertheidigungsorganellen zu erblicken, analog den Nesselkapseln der Zoophyten.

Nach Beobachtungen von MAX VERWORN repräsentiren die ausschnellenden, von den Trichocysten herrührenden Fäden einen durch die Contraction der äussersten Körperschicht ausgepressten Flüssigkeitsstrahl, welcher bei der Berührung mit Wasser sofort erstarrt.

Gewisse Varietäten von P. putrinum entbehren der Trichocysten.

Der Corticalschicht gehören auch die contractilen oder pulsirenden Vacuolen an, die bei allen Infusorien vorkommen. Paramaecium besitzt 2 unmittelbar unter der Trichocystenschicht liegende pulsirende Vacuolen, die eine in der Mitte der vorderen, die andere in der Mitte der hinteren Körperhälfte (Fig. 79 7, 8, 11). Jede Vacuole ist umstellt von einem Kranze von 8—10 zuführenden Canälen. Ebensowenig wie die Vacuole selbst, haben diese Canäle eine eigene Wand, es sind vielmehr blosse Flüssigkeitstropfen im Corticalplasma. Die zuführenden Canäle nehmen einen geradlinigen Verlauf und erstrecken sich strahlenförmig durch die ganze zugehörige Körperhälfte. Vom Centrum

gegen die Peripherie des Strahlensystems werden sie immer enger und feiner.

Gegen Ende der Diastole der contractilen Blase, d. h. wenn der sie bildende Flüssigkeitstropfen gross wird, sind auch die zuführenden Canäle immer deutlich zu erkennen. Sie stehen aber mit ihr nicht in Communication. Immer mehr fliesst die Flüssigkeit in den zuführenden Canälen eines Systems centralwärts, so dass die centralen Enden der Canäle zu sogenannten Bildungsvacuolen anschwellen, während der übrige entleerte Theil nicht mehr zu erkennen ist. Die angeschwollene pulsirende Vacuole ist jetzt von 8—10 Bildungsvacuolen dicht umlagert. Nun erfolgt plötzlich die Systole, d. h. die Entleerung der pulsirenden Vacuole durch den das Ektoplasma durchsetzenden Excretionsporus. Jetzt treten sofort die Bildungsvacuolen an die Stelle der verschwundenen Hauptvacuole, durch Zusammenfliessen eine neue bildend, während in ihrem Umkreise, ganz genau an der Stelle der alten, wieder neue zuführende Canäle auftreten. Die Ursache der Entleerung der contractilen Vacuole erklickt man in einer Contraction des den Flüssigkeitstropfen umgebenden Protoplasmas.

Die pulsirenden Vacuolen stehen wohl in erster Linie im Dienste der Wasserentleerung und damit der Athmung. Ihre Flüssigkeit ist Wasser, zum grössten Theil jenes Wassers, das dem Endoplasma continuirlich durch den Schlund zugeführt wird. Mit dem Wasser wird wahrscheinlich auch zugleich die meiste im Körper gebildete Kohlensäure entfernt. Vielleicht enthält es auch gelöste Excrete, doch ist die excretorische Function, die früher ziemlich allgemein angenommen wurde, keineswegs wirklich bewiesen.

Man hat berechnet, dass die contractile Vacuole von Paramaecium aurelia ein dem Körpervolumen gleichkommendes Volumen Wasser bei 27° C. in ca. 46 Minuten Zeit entleert.

Die Entleerung der contractilen Vacuole vollzieht sich bei einer Temperatur von 16° C. in Intervallen von ca. 25 Secunden.

Das körnige Endoplasma bietet einfachere Verhältnisse als das Ektoplasma. Es enthält die Kerne, Nahrungsvacuolen und Excretkörnchen.

Die Kerne. Paramaecium hat, wie übrigens alle Infusorien, zwei verschiedene Arten von Kernen, einen Grosskern oder Makronucleus und einen Kleinkern oder Mikronucleus. Der Grosskern (Fig. 79, 10) ist kugelig bis ellipsoidisch, hat eine Kernmembran und ist gleichmässig von Kernsubstanz erfüllt, die nur bei sehr starker Vergrösserung eine Wabenstructur erkennen lässt.

Der winzig kleine Mikronucleus (Fig. 79, 9) liegt dem Makronucleus dicht an, in einer kleinen, grubenförmigen Vertiefung seiner Membran. Er ist annähernd spindelförmig und besitzt ebenfalls eine Membran. Im Mikronucleus von P. caudatum kann man einen lichten, achromatischen und einen dunkeln, mit Carmin sich stark färbenden, chromatischen Abschnitt unterscheiden. Wenn sich die Kernmembran vom Inhalt abhebt, so kann man bemerken, dass der achromatische Theil am zunächst gelegenen Pole der Kernmembran befestigt ist. Der chromatische Theil ist deutlich, der achromatische weniger deutlich längsgestreift.

Paramaecium aurelia hat 2 Mikronuclei.

Die Nahrung, ihre Aufnahme, ihre Circulation, ihre Verdauung und die Defäcation mögen jetzt beschrieben werden. Die gewöhnliche Nahrung von Paramaecium besteht aus Bacterien. Nur kleinste Nahrungspartikelchen können aufgenommen werden. P. caudatum, P. aurelia, P. putrinum finden sich vornehmlich und dann meist in ungeheurer Zahl an der Oberfläche im Wasser liegender faulender Thierleichen. Die feinen Nahrungspartikelchen werden durch die Cilienbewegung des Peristomfeldes dem Munde zugeführt und in den Schlund hineingetrieben (Fig. 82). Von der dorsalen Wand des Schlundes ragt in seinen Hohlraum vor ein überaus zartes, protoplasmatisches Häutchen, welches undulirende Bewegungen ausführt, es ist die undulirende Membran (Fig. 79 3, Fig. 80 *A*). Durch ihre Bewegung, welche niemals eine Unterbrechung erleidet so lange das Thier lebt und sich nicht etwa in Theilung oder Conjugation befindet, wird das Nahrungspartikelchen in den Grund des das Ektoplasma durchsetzenden Zellenschlundes befördert, wo es in das Endoplasma eintritt. Sobald dies geschieht, ist es auch schon mit einem Tröpfchen mitgespülten Wassers umgeben und so ist eine Nahrungsvacuole gebildet (Fig. 79, 1*a*, Fig. 80 *A*). Die Nahrungsvacuole löst sich in Zeit von ca. 2 Minuten vom Schlunde los und wird von der für die Infusorien so charakteristischen Strömung des Endoplasmas ergriffen.

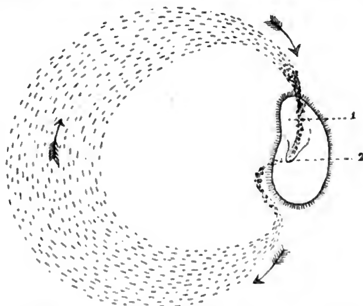


Fig. 82. **Paramaecium bursaria** EHRB. $^{165}/_{1}$. *1* Peristom, *2* Stelle des Cytostoma. Die Figur soll zeigen, wie weit sich der durch die Cilienbewegung des Peristoms erzeugte Nahrungsstrudel (tourbillon alimentaire) in Wasser erstreckt. Die Pfeile geben die Richtung an. Alle Nahrungspartikelchen (Zoosporen, Flagellaten, Schizomyceten etc.) welche in den Bereich der gestrichelten Zone gerathen, werden in der Pfeilrichtung mitgerissen und zum Munde geführt. Diejenigen, welche nicht in den Mund eindringen, werden nach hinten getrieben und von der ununterbrochen kreisenden Strömung von Neuem erfasst. Die Strömung ist um so reissender, je mehr sie sich dem Munde nähert. Nach MAUPAS, 1888.

In der That ist das gesammte Endoplasma innerhalb des ruhenden Ektoplasmas beständig in langsamer, aber regelmässiger Strömung oder Circulation (auch wohl Cyclose genannt) begriffen, welche alle Einschlüsse mitführt, bis zu einem gewissen geringeren Grade sogar auch die Kerne, die also keinen ganz scharf bestimmten Platz im Zellenleib einnehmen. Die Schnelligkeit der Strömung nimmt von der Peripherie nach dem Centrum fortschreitend ab. Der Strom läuft bei Paramaecium, wenn man den Körper von der Dorsalseite betrachtet, in entgegengesetzter Richtung des Urzeigers.

Besonders energisch ist die Circulation bei P. bursaria, wo die Umlaufszeit 1—2 Minuten beträgt.

In die von der Strömung mitgerissenen Nahrungsvacuolen werden jedenfalls von Seiten des Endoplasmas verdauende Secrete oder Fermente abgeschieden.

Wenn man zu dem Wasser, in welchem sich lebende Paramäcien befinden, eine ganz schwache Lösung von Neutralroth zusetzt, die den Thieren nichts schadet, so tritt nach kurzer Zeit (Provazek 1898) am äusseren Rande der sich eben bildenden Nahrungsvacuole eine schwach röthlich gefärbte Zone auf, die aus sehr feinen, schwach lichtbrechenden Körnchen besteht. Daneben treten grössere fettähnliche, lichtbrechende, runde, dunkle Körnchen hervor, die sich mit Neutralroth ziemlich stark färben. Vielleicht handelt es sich hier um Träger von Verdauungsfermenten, die an die Vacuole abgegeben werden. An der losgelösten Vacuole verschwinden sie nämlich bald.

Die Vacuolenflüssigkeit reagiert sauer und vermag Stärke in Dextrin umzuwandeln. Im Verlaufe der Circulation erhalten so die Vacuolen Nährstoffe in Lösung, die an die verschiedenen Körpertheile zum Zwecke der Assimilation abgegeben werden. Allmählich werden im Verlaufe des Verdauungs- und Circulationsprocesses die ursprünglichen Nahrungsvacuolen zu kleineren Kothvacuolen (vergl. Fig. 79, 1*a* bis 1*i*), die, bei der Circulation am Zellenafter angelangt, durch diesen nach aussen entleert werden. Man kann die ganze Flucht der Erscheinungen (mit Ausnahme der Verdauung) an feinen Karminpartikelchen verfolgen, die man dem Wasser beifügt und die vom Infusorium wie Nahrung aufgenommen werden.

Weitere Einschlüsse des Endoplasmas sind die Excretkörner (Fig. 79, 5), Stoffwechselproducte, die meist in krystallinischer Form auftreten.

Die Excretkrystalle von P. caudatum bestehen nach Schewiakoff (1894) aus phosphorsaurem Kalk. „Sie werden von der Plasmacirculation umhergeführt und zeigen die Tendenz im vorderen und hinteren Körperende, d. h. in der Nähe der beiden contractilen Vacuolen, sich anzusammeln.“ Dabei kommen sie dicht unter das Ektoplasma zu liegen, nehmen an Grösse allmählich ab, schmelzen gleichsam, wobei sie meist in kleinere Stücke zerbröckeln. Schliesslich schwinden sie. Da nie beobachtet werden konnte, dass sie per anum austreten, so vermuthet Sch., dass sie aufgelöst und im flüssigen Zustande durch die contractilen Vacuolen nach aussen entleert werden.

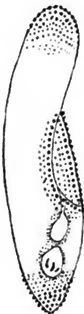


Fig. 83. **Paramaecium aurelia** O.F.M. im Umriss, mit hervortretenden Excretkörnchen, die am lebenden Thier durch Neutralroth gefärbt worden waren. Nach Provazek, 1897/1898.

Provazek (1898) hat beobachtet, dass nach Färbung lebender Paramäcien mit Neutralroth nach einigen Stunden an den beiden Enden, sowie in 1 bis 3 Streifen um die Schlundregion dunkelroth gefärbte, hyaline Tröpfchen aus dem Körper hervortreten (Excretperlen?). (Fig. 83.)

Gelöstes Glycogen wurde von Maupas im Endoplasma von Paramaecium aurelia diffus vertheilt nachgewiesen.

Encystirung. Die Cystenbildung ist bei den Ciliaten schon längst bekannt und lässt sich bei gewissen Formen leicht beobachten. Obschon nun aber die Paramaecium-Arten zu den häufigsten Infusorien gehören und von jeher ein Lieblingsobject der Untersuchung gewesen sind, so sind doch Paramaecium-Cysten erst in der neuesten Zeit entdeckt worden. LINDNER (1899) beobachtete die Cysten von P. putrinum und PROVAZEK (1899) die runden, hellen Cysten von P. bursaria, deren Wand aus einer gelblichgrünen, deutlich contourirten Membran besteht. PROVAZEK hat auch das Auskriechen der Thiere aus der Cystenhülle beobachtet und beschrieben.

Reizbarkeit. 1) Wirkung der Schwerkraft. JENSEN (1892) hat nachgewiesen, dass sich die Paramäcien in einer offenen oder verschlossenen mit Wasser gefüllten Glasröhre immer am oberen Ende ansammeln, sie sind negativ geotaktisch. Dabei sind es die Druckdifferenzen, welche als Reize wirken. JENSEN hat solche Röhren mit Paramäcien radiär auf der Centrifugalscheibe befestigt und dabei constatirt, dass sich bei nicht zu schnellem Drehen die Paramäcien am centralen Ende der Röhre, also an der Stelle des niedrigsten Druckes, ansammeln.

SOSNOWSKI, J. (1899) zeigte, dass mechanische Reize, z. B. Erschütterungen, den negativen Geotropismus vorübergehend in positiven umwandeln können. (Bei Erschütterung einer Wassersäule Ansammlung der Paramäcien an ihrem unteren Ende.) Verschiedene Culturen können übrigens verschieden stark geotropisch sein. Auch hohe Temperaturen können vorübergehend positiven Geotropismus hervorrufen. Dabei ist das Temperaturminimum, das diese Erscheinung hervorruft, bei verschiedenen Culturen verschieden, das niedrigste beobachtete war + 24° C. Maassgebend ist die absolute, nicht die relative Temperaturhöhe. Es giebt aber nach S. Culturen mit so stark entwickeltem negativen Geotropismus, dass auch die höchsten möglichen Temperaturen unwirksam sind. Herabsetzung der Temperatur ruft keine Veränderung im Geotropismus hervor. Durch Zusatz geringer Mengen von Säuren oder Alkalien zu der Culturflüssigkeit kann man vorübergehend positiven Geotropismus hervorrufen und diese Erscheinung durch erneuten Zusatz wiederholt wieder erzeugen, wenn die Thiere vorher wieder negativ geotropisch geworden waren. Ebenso wirken Lösungen von Eiweiss, Casein, Gelatine, Zucker.

2) Lichtreize. Im Allgemeinen scheinen die Infusorien für Lichtreize wenig empfindlich zu sein.

Nach ENGELMANN (1882) sucht Par. bursaria (die Thiere sind fast immer mit Zoochlorellen erfüllt und davon grün gefärbt) bei Sauerstoffmangel das Licht auf (ist dann also positiv phototaktisch), bei Sauerstoffüberschuss entfernt es sich aber vom Lichte. Das bevorzugte Licht ist das rothe. Dieses Verhalten steht offenbar in Beziehung zur Sauerstoffausscheidung der grünen Zoochlorellen unter Einwirkung des Sonnenlichtes.

3) Röntgenstrahlen. Der Einfluss der Röntgenstrahlen auf Ciliaten wurde von SCHAUDINN (1899) untersucht. Untersuchungsobject war die heterotriche Infusorienform Spirostomum ambiguum EHRBG. Nach 4—5 Stunden zeigt sich eine Verlangsamung der Bewegung, nach 6 Stunden sinken die Thiere auf den Boden, die Wimperbewegung hört schliesslich auf, die Thiere sterben im ausgestreckten Zustande ab, ihr

langgestreckt perlschnurförmiger Kern zerfällt in die einzelnen Glieder. Auf andere Reize reagirt sonst S. durch starke Contraction.

4) Elektrische Reize. Leitet man (VERWORN 1889, 1897) durch eine Paramaecium-Cultur einen constanten Strom, „so stellen sich im Moment der Schliessung alle Paramäcien mit dem vorderen Körperpol nach der Kathode hin ein und schwimmen in dichter Schaar auf dieselbe los. In wenigen Secunden ist die Anode vollständig von ihnen verlassen und an der Kathode befindet sich ein dichtes Gewimmel, das bestehen bleibt, so lange der Strom geschlossen ist (Fig. 84). Wendet man jetzt den Strom in die entgegengesetzte Richtung, so dass zur Kathode wird, was vorher Anode war, und umgekehrt, so rückt die ganze Schaar in einheitlichem Haufen wieder nach der gegenüberliegenden Seite hinüber und bildet, wie vorher, eine Ansammlung an der neuen Kathode.“ Das Experiment kann beliebig oft wiederholt werden. „Oeffnet man den Strom schliesslich, so zertrennt sich die Ansammlung von der Kathode her und die Paramäcien vertheilen sich wieder gleichmässig in der ganzen Flüssigkeit.“ Die Paramäcien (und mit ihnen die meisten übrigen Ciliaten)

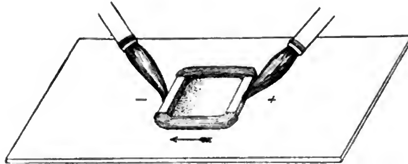


Fig. 84. **Galvanotaxis von Paramaecium.** Der Pfeil giebt die Schwimmrichtung der Paramäcien an, die sich bereits alle an der kathodischen Elektrodenleiste angesammelt haben. Nach VERWORN, Allgem. Physiol.

sind kathodisch galvanotaktisch. Dagegen sind die meisten Flagellaten anodisch galvanotaktisch. Man kann also in einem Gemisch von kathodisch galvanotaktischen Infusorien und anodisch galvanotaktischen Flagellaten die Infusorien von den Flagellaten sondern, wenn man durch die Culturflüssigkeit den galvanischen Strom leitet.

Die Einstellung der Paramäcien in der Richtung der Kathode geschieht nach LUDLOFF (1895) durch die Wimperthätigkeit. Unter der Einwirkung des Stromes werden die Wimpern an demjenigen Körpertheil, welcher der Anode zugekehrt ist, so erregt, dass sie stärker nach dem Hinterende schlagen: während die der Kathode zugekehrten Wimpern stärker nach vorn schlagen (Fig. 85 *C*, *D*).

Bei der Einwirkung starker Ströme zeigen sich noch andere Erregungserscheinungen (Fig. 85 *A*, *B*). Das der Anode zugekehrte Körperende zieht sich zipfelförmig aus, presst seine Trichocysten aus: Nach LOEB und BOUDGETT (1898) sind diese Erregungs- und theilweise Zerstörungserscheinungen secundär und entstehen in Folge der Elektrolyse der Culturflüssigkeit, wobei Stoffe (Laugen) abgesondert werden, welche in der angegebenen Weise auf den Körper der Infusorien einwirken. LOEB und BOUDGETT haben gezeigt, dass, wenn man zu einer Flüssigkeit, in welcher sich Paramäcien befinden, von einer Seite einen Tropfen 0,1-proc. NaHO-Lösung hinzufügt, genau dieselben Erscheinungen (Zipfel-

bildung, Auspressung der Trichocysten) am Hinterende der Paramäcien eintreten, wie beim Durchleiten eines galvanischen Stromes.

Birukoff hat (1899) erneute Untersuchungen über Galvanotaxis an P. caudatum angestellt. Er untersuchte die Einwirkung unterbrochener Ströme, und bediente sich dabei des Du Bois-Reymond'schen Inductions-

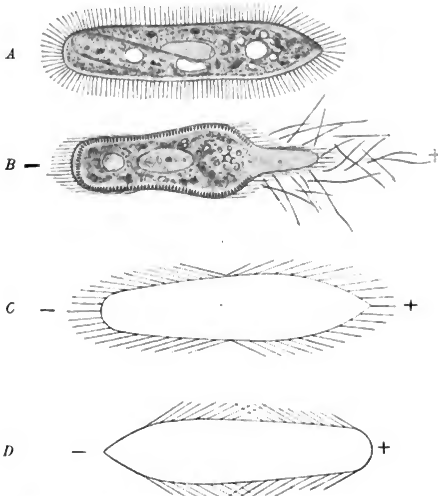


Fig. 85. **Paramaecium aurelia** O. F. M. Elektrische Erregungserscheinungen. *A* ungereiztes Individuum, *B* Wirkung eines starken Stromes; das anodische Ende hat sich zipfelförmig zusammengeschnürt und seinen Trichocysteninhalt ausgestossen; *C* Schwinglage der Wimpern (es ist nur der Körperumriss gezeichnet): an der Anode sind die Wimpern stärker nach dem spitzen hinteren Körperpol gebogen, an der Kathode mehr nach dem stumpfen Vorderende; *D* dasselbe bei umgekehrter Körperlage. Nach Ludloff 1895 aus Verworn, Allgem. Pysiologie.

apparates. Nach seinen Untersuchungen handelt es sich bei der Galvanotaxis 1) um die kataphorische Wirkung des Stromes, die sich in gleicher Weise an anderen, auch leblosen Körperchen (Carminpartikelchen, Stärkepartikelchen, Lycopodiumsamen) geltend macht, und 2) um eine allgemeine Erregung der Paramäcien (nach Verworn und Ludloff wäre es eine polare Erregung). Die Hauptresultate fasst Birukoff in folgenden Sätzen zusammen: Unter der Einwirkung von Inductionsströmen bewegen sich die Paramäcien immer in jenen Theilen des Tropfens fort, wo die Stärke des circulirenden Stromes die geringste ist, und lagern sich an der Oberfläche der Elektrode so, dass sie die Theile derselben frei lassen, wo die Dichtigkeit des Stromes am grössten ist.

Die Infusorien bewegen sich bei unterbrochenem Inductionsstrome zu jenem Pole fort, wo das Minus des stärkeren Schlages ist, und bei Ausschluss der Schläge einer Richtung zum Minus des thätigen Schlages.

Bei einer Vergleichsuntersuchung constatirt BIRUKOFF, dass Carmin, Stärke und Lycopodiumsamen unter dem Einflusse eines Inductionsstromes sich in jenen Theilen des Tropfens fortbewegen, wo der stärkste Strom circulirt, und dass sie immer jene Theile der Elektrode einnehmen, wo die Dichtigkeit des Stromes am stärksten ist, dort, wo der schwächste Strom circulirt, unbeweglich bleibend.

Sie bewegen sich dabei zu jenem Pole hin, wo das Minus des stärkeren Schlages ist, und bei Ausschluss von Schlägen der einen Richtung zum Minus des thätigen Schlages.

Wenn man bei Anwendung der HELMHOLTZ'schen Vorrichtung den Oeffnungs- und Schliessungsschlag fast ganz gleich stellt, so bewegen sich weder die Infusorien, noch die Carminpartikelchen, Stärkepartikelchen etc. nach einem der beiden Pole zu. Die Infusorien eilen vielmehr in jene Theile des Tropfens, wo ein schwächerer Strom circulirt. Dabei bewegen sie sich in einer Richtung fort, welche senkrecht zur Richtung des Stromes liegt. Carmin und Stärke bleiben bewegungslos. Der Unterschied im Verhalten der Paramäcien einerseits und der leblosen Carmin- und Stärkepartikelchen andererseits erklärt sich demnach nach BIRUKOFF aus der allgemeinen Erregbarkeit der Infusorien, welche sie zwingt, aus jenen Stellen, wo der Strom stärker ist, dorthin zu wandern, wo er schwächer ist.

Wichtig ist der von LOEB, BOUDGETT und BIRUKOFF geleistete Nachweis, dass die Paramäcien in physiologischer Kochsalzlösung (0,6-$^0/_0$) anodisch galvanotaktisch, in Eiweisslösungen dagegen wiederum kathodisch galvanotaktisch sind.

Wie leicht ersichtlich, bestehen noch manche Widersprüche in den Untersuchungsresultaten, die zu erneuten Experimenten auffordern.



Fig. 86. **Thermotaxis von Paramaecium.** In einer schwarzen Ebonitwanne von 10 cm Länge befinden sich zahlreiche Paramäcien, die sich bei einseitiger Erwärmung der Wanne auf über 24—28° alle nach der kühleren Seite hin bewegen. Nach MENDELSSOHN 1895, aus VERWORN, Allgem. Physiologie.

5) Thermische Reize. Ihre Wirkung wurde von MENDELSSOHN (1895) bei Paramaecium aurelia untersucht. Es zeigte sich, dass die Thiere für thermische Reize sehr empfindlich sind, aber nur für Intensitäts-Differenzen. Wenn im Wasser eine gleichmässige, constante Temperatur herrscht, so zeigen die Paramäcien keine bestimmte Reaction. Es genügt aber eine ganz minimale locale Erhöhung oder Herabsetzung der Temperatur, um die Paramäcien positiv oder

negativ thermotaktisch zu machen. M. hat festgestellt, dass die Paramäcien selbst dann noch thermotaktisch reagiren, wenn der Unterschied zwischen den Temperaturen des Mediums an beiden Enden ihres Körpers nur 0,01° C beträgt. Bei Temperaturen von über 24—28° C sind die Paramäcien negativ thermotaktisch, sie verlassen dieses Medium und sammeln sich in kühleren an; bei Temperaturen unterhalb 24—28° sind sie positiv thermotaktisch, sie verlassen die kühleren Stellen. Die Temperatur von 24—28° stellt also für P. aurelia das Wärmeoptimum dar.

Im Uebrigen gilt auch für Paramaecium das Gesetz, dass innerhalb gewisser Grenzen zunehmende Temperatur auf alle Lebensvorgänge erregend und belebend einwirkt.

6) **Mechanische Reize.** Oben wurde erwähnt, dass Erschütterungen bei Paramaecium die negative Geotaxis in positive umwandeln können. Es wurde ferner (Jennings 1897) constatirt, dass mechanisch gereizte Paramäcien (P. caudatum) durch Stillstehen, Sichumdrehen auf den Rücken und Rückwärtsschwimmen reagiren. Paramaecium ist aber gegen solche Reize nach den neuesten Untersuchungen Jennings' (1900) nur am Vorderende empfindlich, nur hier gereizt, reagirt es in der angegebenen Weise. Dagegen ist Spirostomum an allen Stellen der Körperoberfläche für mechanische Reize empfindlich, reagirt aber immer in derselben Weise (Stillstehen, Umdrehen, Rückwärtsschwimmen), gleichgültig, ob der Körper vorn, hinten, dorsal oder ventral gereizt wird.

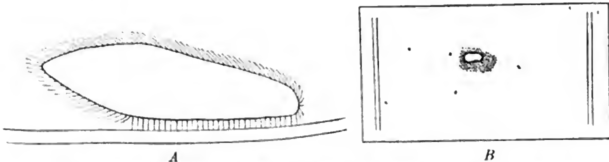


Fig. 87. **Thigmotaxis von Paramaecium.** A Ein Individuum in Berührung mit einer Fliesspapierfaser. Die Wimpern, welche die Faser direct berühren, stehen vollkommen still. *B* Ansammlung von Paramäcien um ein Fliesspapierstückchen unter dem Deckglas. Nach Jennings, 1897, aus Verworn, Allgem. Physiologie.

7) Contactreize. Die Reaction auf den Reiz, welcher durch Berührung eines festen Körpers erfolgt, wird als Thigmotaxis bezeichnet. Jennings hat 1897 gezeigt, dass Paramaecium in ganz charakteristischer Weise thigmotaktisch reagirt. Kommt P. mit irgend einem beliebigen festen Körper in Contact, so legt es sich ihm an; diejenigen Cilien, die mit ihm in Berührung kommen, stehen still und bleiben unbeweglich senkrecht vorgestreckt (Fig 87), während sich auf dem Peristom die Wimperbewegung energisch fortsetzt und einen mundwärts gerichteten Strudel erzeugt. Die Bewegung der übrigen locomotorischen Wimpern hingegen erlahmt fast vollständig. Wird der feste Gegenstand beseitigt, so treten alle locomotorischen Cilien wieder in Thätigkeit, und das Paramaecium schwimmt geradlinig davon.

Wenn durch eine Cultur thigmotaktisch ruhender Paramäcien ein constanter elektrischer Strom geleitet wird, so schwimmen die Paramäcien nicht, wie sonst, zu der Kathode, sondern verharren auf dem

festen Gegenstand, obschon ihre Cilien in regelmässigen kurzen Zwischenräumen die früher beschriebene Reaction auf elektrische Reize aufweisen, die ebenso oft durch die thigmotaktische Reaction unterbrochen wird, welche die Oberhand behält.

8) Chemische Reize. Die Erscheinungen der Chemotaxis bei Paramaecium sind von JENNINGS 1897 sehr genau untersucht worden. P. ist exquisit positiv chemotaktisch gegenüber im Wasser gelöster Kohlensäure. Ueberhaupt ist P. positiv chemotaktisch gegenüber allen schwachen Säuren und sauer reagirenden Lösungen. Wird aber ein gewisser Concentrationsgrad überschritten (auch bei der Kohlensäurelösung), so reagiren die Infusorien negativ chemotaktisch. P. ist negativ chemotaktisch gegenüber der eigenen Culturflüssigkeit, welche pflanzliche Zerfallsproducte enthält und alkalisch reagirt, es ist überhaupt gegen alle alkalisch reagirenden und gegen viele neutrale Lösungen negativ chemotaktisch. Gegenüber destillirtem Wasser ist P. positiv chemotaktisch.

Indifferent ist Paramaecium z. B. gegenüber Zucker- und Glycerinlösungen.

Durch die Einwirkung der Lösungen, gegenüber welchen sich die P. positiv chemotaktisch verhalten, wird die Reaction auf den elektrischen Strom abgeändert. Die Infusorien schwimmen wohl so lange in der Richtung der Kathode, als sie sich im Bereiche der betreffenden Lösung befinden; sobald sie aber an der Grenze dieses Bezirkes angelangt sind, können sie zu der Ueberschreitung dieser Grenze nur durch sehr starke und lange anhaltende elektrische Ströme veranlasst werden.

JENNINGS hat genauer erforscht, wie sich jedes einzelne Paramaecium-Individuum bei Einwirkung von thermischen, mechanischen und chemischen Reizen verhält; er hat untersucht, durch welche speciellen motorischen Reactionen die taktischen Erscheinungen zu Stande kommen. Auf alle solche Reize reagirt Paramaecium nach J. immer und unabänderlich in derselben Weise. Wird das Thier gereizt, so hält es an, schwimmt sofort rückwärts, dreht sich um, und schwimmt dann wieder geradlinig vorwärts, und zwar so lange bis ein neuer Reiz auf dasselbe einwirkt.

Dabei bildet die Linie oder Bahn, in der das Thier wieder vorwärts schwimmt, mit derjenigen, in der es eben auf den erfolgten Reiz hin rückwärts schwamm, einen spitzen Winkel (Fig. 89). Die allgemeine Wirkung dieser Reflexbewegung ist die, den Organismus aus der Einflusssphäre des Agens zu entfernen und ihn vor dem Wiedereintritt in dieselbe zu bewahren. Dass aber durch diese blinde Reflexbewegung das Thier auch geschädigt werden kann, geht aus folgendem Versuch hervor. In einer Paramaeciumcultur (etwa unter einem Objectträger) ruhen Paramäcien, thigmotaktisch mit dem Vorderkörper einem festen Körper anliegend. Dem Wasser wird nun hinter dieser Gruppe von Paramaecien ein Tröpfchen einer, negative Taxis hervorrufenden, Lösung zugefügt. Sobald nun das diffundirende Agens die Gruppe von Paramäcien erreicht, zeigen sie die charakteristische Bewegungsreaction, sie schwimmen rückwärts und gerathen dabei in den dichteren Theil der verwendeten Lösung, wo sie der Tod ereilt.

Das Sichansammeln von Thieren in Medien, denen gegenüber sie sich positiv taktisch verhalten, lässt sich an folgendem speciellen Fall erklären (Fig. 88). Die Paramäcien sind gegenüber einer schwachen Lösung von Kohlensäure positiv, gegenüber einer concentrirten negativ chemotaktisch.

Fügt man einer Deckglascultur von gleichmässig zerstreuten Paramäcien mit einer fein ausgezogenen Pipette ein Bläschen Kohlensäure hinzu und lässt man diese Blase im Wasser sich diffundiren, so entsteht ein Hof im Wasser, an dessen Peripherie eine schwache, in dessen Centrum eine starke Lösung von Kohlensäure vorhanden ist. Alle Paramäcien, die

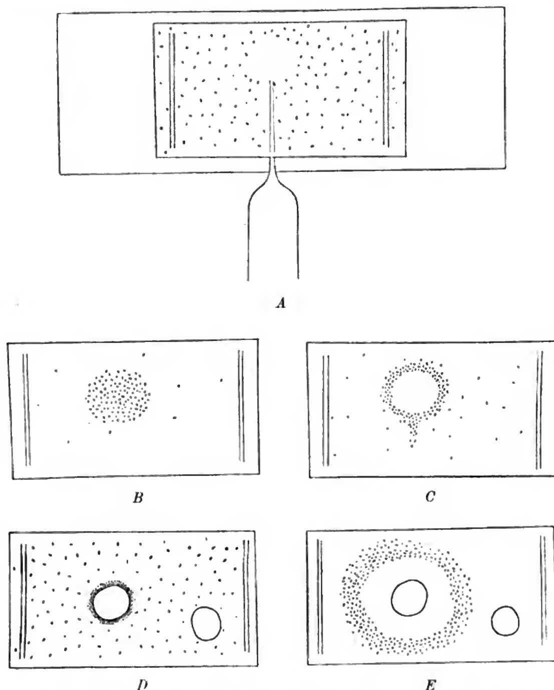


Fig. 88. **Chemotaxis von Paramaecium aurelia.** ***A*** Chemotaktisches Deckglaspräparat: mit einer Capillarpipette ist ein Flüssigkeitstropfen unter das Deckglas geführt worden, der negativ chemotaktisch wirkt. ***B*** Positiv chemotaktische Ansammlung, ***C*** Desgleichen bei zu hoher Concentration der betreffenden Lösung: die Paramäcien haben sich ringförmig im Optimum der Concentration angesammelt. ***D*** Eine Kohlensäure- und eine Luftblase sind unter dem Deckglas: die erstere (links) wirkt positiv chemotaktisch; die letztere ist indifferent. ***E*** Dasselbe Präparat einige Minuten später: die Kohlensäure ist in das umgebende Wasser diffundirt und hat durch ihre zu hohe Concentration die Paramäcien vertrieben bis dahin, wo sie ihr Kohlensäureoptimum finden. Nach JENNINGS 1897, aus VERWORN, Allgem. Physiologie.

beim Herumschwimmen zufällig an die Grenze des Hofes gelangen, überschreiten diese und treten, ungereizt, in den ringförmigen Bezirk der schwachen (positiv chemotaktisch wirkenden) Kohlensäurelösung ein, in der sie vorwärts schwimmen, bis sie an eine Stelle kommen, wo die Lösung so concentrirt geworden ist, dass sie negativ chemotaktisch wirkt. In diesem Augenblick werden sie gereizt, schwimmen rückwärts, drehen sich und schwimmen in einem Winkel wieder vorwärts, bis sie eventuell zum zweiten Male, an der Grenze der stärker concentrirten Lösung angekommen, gereizt werden und wieder jene Reflexreaction zeigen. Schliesslich können sie bei ihrem Hin- und Herschwimmen an der äusseren Grenze der Zone schwacher Lösung ankommen. Hier wirkt nun die kohlensäurearme Culturflüssigkeit als Reiz, die Paramäcien reagiren wieder durch Zurückschwimmen etc. So finden sich die Paramäcien in der ringförmigen Zone der schwachen Kohlensäurelösung wie gefangen, sie schwimmen hin und her und werden regelmässig an ihrer äusseren und inneren Grenze zurückgeworfen. Inzwischen sind zahlreiche, vielleicht alle Paramäcien bei ihrem Schwimmen in diese ringförmige Zone, die das Optimum des Kohlensäuregehaltes darstellt, hineingerathen und in ihr zurückgehalten worden. Die ringförmige Zone hat sich inzwischen in demselben Maasse erweitert und vergrössert, als die Kohlensäure aus dem Bläschen in das umgebende Wasser diffundirte, während die centrale, paramäcienlose Zone concentrirterer Kohlensäurelösung sich ebenfalls vergrösserte.

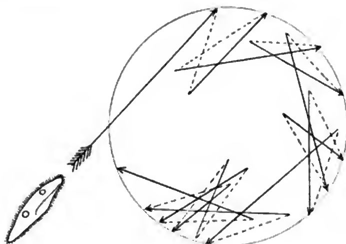


Fig. 89. **Die Schwimmbahn von Paramaecium** in einer positiv chemotaktisch wirkenden Lösung. Die Pfeile geben die Richtung des Vorwärtsschwimmens an, die punktirten Linien die rückwärts schwimmend zurückgelegten Strecken. Die Figur ist in Anlehnung an eine Abbildung von FAGGIOLI (1894) gezeichnet.

Psychologie von Paramaecium. JENNINGS (1899) entwickelt, kurz und frei zusammengefasst, folgende Gedanken. Wenn man das Gebahren der Paramäcien beobachtet, so könnte man zu der Ansicht gelangen, dass sie willkürliche Bewegung haben: sie stehen ohne Ursache plötzlich still und schwimmen rückwärts, dann wieder vorwärts u. s. w. Man könnte glauben, dass sie Gefühle der Zuneigung und Abneigung empfinden, dass sie eine Vorliebe für eine bestimmte Temperatur, für saure Lösungen, ganz besonders aber für eine bestimmte Nahrung haben. Auf relativ grosse Distanzen wissen sie Bacterienhaufen zu entdecken, an denen sie sich bald in grossen Mengen ansammeln und die sie begierig fressen. Das Auffinden der Nahrung auf grössere Distanzen scheint eine gewisse Schärfe ihrer Sinne vorauszusetzen. Sie scheinen sociale Instincte zu haben, denn in einer anfänglich zerstreuten Cultur bilden sich bald Gruppen und grössere Ansammlungen.

In Wirklichkeit ist alles auf wenige automatische Reactionen, die oft für sehr verschiedene Reize identisch sind, zurückzuführen:

Ein Paramaecium, welches ungestört, geradlinig dahinschwimmt, stösst auf eine Zoogloea und steht thigmotaktisch still. (Dasselbe würde geschehen, wenn es mit irgend einem anderen festen Gegenstand, einem Stückchen Papier, Baumwolle, Schwamm etc., in Berührung käme.) Die Cilien auf dem Peristomfeld und die undulirende Membran im Cytopharynx aber bewegen sich energisch weiter und erzeugen einen mundwärts gerichteten Wasserstrudel, der die Bacterien in den Schlund hineintreibt. (Derselbe Strudel wird von den thigmotaktisch ruhenden Infusorien erzeugt, wenn gar keine Nahrung in der Nähe ist. Eine Auswahl der Nahrung findet nicht statt, alle im Wasser suspendirten oder schwimmenden Partikelchen, die kleiner sind als der Durchmesser des Schlundes, einerlei ob verdaulich oder unverdaulich, gerathen in den Schlund und dann in das Endoplasma.) Zu dem ersten Paramaecium gesellen sich bald weitere hinzu, und bald ist die Zoogloea von einem ganzen Haufen sich gegen sie vordrängender Paramäcien bedeckt. Von diesen sind die einen, wie das erste Individuum, auf ihrer Schwimmbahn mit der Zoogloea in Berührung gekommen und thigmotaktisch still gestanden. Da aber die Paramäcien wie alle Thiere (auch für Paramaecium ist das experimentell nachgewiesen) selbst Kohlensäure absondern, so bildet sich um die ersten Ankömmlinge (die thigmotaktisch ruhen) bald eine, nachher stetig sich vergrössernde, Zone einer schwachen Kohlensäurelösung, die ihrerseits auf die zerstreuten Paramäcien der Cultur in der oben geschilderten Weise positiv chemotaktisch wirkt.

Merotomie. Untersuchungen über das Regenerationsvermögen der Infusorien (besonders an Stentor angestellt) haben gezeigt, dass abgeschnittene Bruchstücke des lebenden Körpers niemals sich zu completen Thieren regeneriren, wenn sie nicht wenigstens ein Bruchstück des Makronucleus enthalten. Paramaecium hat ein geringes Regenerationsvermögen. Nach Balbiani (1893) können kernlose Stücke unter Umständen noch Nahrung aufnehmen, vermögen sie aber nicht zu verdauen; kernhaltige aber behalten das Vermögen der Verdauung bei.

Fortpflanzung. Die einzige bekannte Art der Fortpflanzung von Paramaecium ist die durch Quertheilung im beweglichen Zustande. Theilung im ruhenden (encystirten) Zustande, wie sie bei vielen anderen Infusorien vorkommt, ist bei P. nie beobachtet worden, obschon P. zu den häufigsten, oft und genau beobachteten, Formen gehört.

Der Theilungsvorgang verläuft bei Paramaecium aurelia in der Hauptsache folgendermaassen (Fig. 90 u. 91): Die ersten Veränderungen treten an den beiden Mikronuclei und am Cytopharynx auf. Die ersteren schicken sich zur Theilung an, die eine besondere Form der mitotischen Theilung ist, für welche der Hinweis auf die Abbildungen genügen mag. Das Peristomfeld wird undeutlich. Das Cytostoma verlängert sich nach hinten und bekommt die Form einer Spalte, deren vorderer und deren hinterer Mundwinkel erweitert sind, der vordere, dem alten Cytostoma entsprechende, stärker als der hintere, welcher letztere die Anlage des neuen Cytostoma darstellt. Der Cytopharynx selbst bildet nach hinten eine sackförmige Ausbuchtung, die erste Anlage eines neuen Cytopharynx. Während also der alte Cytopharynx sich erhält und zum Schlunde des vorderen Tochterthieres wird, ist der Schlund

des hinteren Tochterthieres ein Abkömmling, gewissermaassen eine Knospe, des alten Cytopharynx. In ihm tritt sofort eine neue undulirende Membran auf, während sich die alte im alten Cytopharynx erhält. Das Cytostoma schliesst sich sodann in seinem mittleren, spaltförmig verengerten Theile, wodurch das neue hintere Cytostoma sich vollständig vom vorderen alten trennt. Beide führen noch eine kurze

Fig. 90.

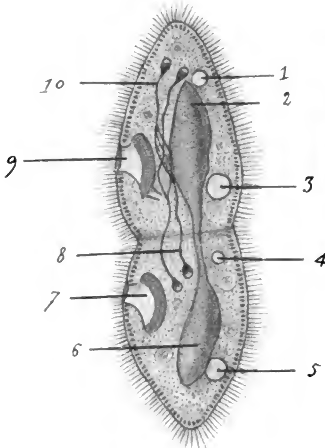


Fig. 91.

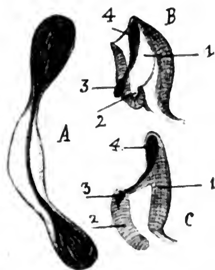


Fig. 90. **Paramaecium aurelia** O. F. M. Quertheilung. Combinirtes Bild. *1* Neue pulsirende Vacuole im vorderen Tochterthier, *2* vordere Hälfte des sich amitotisch theilenden Makronucleus, *3* vordere pulsirende Vacuole des Mutterthieres (hintere des vorderen Tochterthieres), *4* neu aufgetretene vordere pulsirende Vacuole des hinteren Tochterthieres, *5* hintere pulsirende Vacuole des Mutterthieres, *6* hintere Hälfte des sich amitotisch theilenden Makronucleus, *7* Cytopharynx des hinteren Tochterthieres, durch Knospung aus dem vorderen (*9*) entstanden, *8* und *10* mitotische Theilung der beiden Mikronuclei, *9* Cytopharynx des vorderen Tochterthieres, aus dem Cytopharynx des Mutterthieres direct hervorgegangen.

Fig. 91. *A* **Paramacium caudatum.** Theilungsstadium des Mikronucleus, nach Hertwig 1895. *B* und *C* **Paramaecium aurelia.** Cytostoma und Cytopharynx in zwei Stadien während der Theilung des Thieres. *1* alter Cytopharynx, aus welchem der neue Cytopharynx (*2*) des hinteren Tochterthieres durch Knospung entsteht, *3* hinterer Mundwinkel des spaltförmig verlängerten Cytostoma, aus ihm wird das Cytostoma des hinteren Tochterthieres. *4* vorderer Mundwinkel, aus ihm wird das Cytostoma des vorderen Tochterthieres. Nach R. Hertwig 1889.

Zeit lang in einen ungetheilten Cytopharynx, von dem sich aber bald die sackförmige Anlage des hinteren, neuen Cytopharynx abschnürt (Sanduhrform, Schwund des Verbindungsstückes).

Inzwischen ist die Mitose der beiden Mikronuclei so weit gediehen, dass sie lange, den Körper in der Längsrichtung durchziehende Fäden darstellen, die am vorderen und hinteren Ende knopfförmig verdickt sind. Jede der beiden Verdickungen enthält die Hälfte der chromatischen Substanz des Mikronucleus. Das achromatische, lang aus-

gezogene Verbindungsstück ist faserig differenzirt, besonders deutlich ist die Längsfaserung in einer auffallenden, mittleren, blasigen Anschwellung von spindelförmiger Gestalt. Jetzt fängt auch der Makronucleus an, sich in die Länge zu strecken und an der Ventralseite beginnt eine Ringfurche, die Theilungsfurche, von der Oberfläche in die Tiefe des Körpers einzuschneiden. Die Cytostomata rücken noch weiter auseinander und stellen sich in die ventrale Mittellinie ihrer respectiven Körperhälften ein.

Die Theilungsfurche breitet sich rings um den Körper aus und schneidet immer tiefer ins Körperinnere ein. Das Verbindungsstück zwischen den beiden Theilstücken eines jeden Mikronucleus verschwindet, so dass die Theilstücke als Tochtermikronuclei ganz selbstständig werden. Der Makronucleus wird zuerst stabförmig, dann schnürt er sich in der Mitte seiner Länge ein. Schliesslich hängt der vordere Theil mit dem hinteren nur durch einen dünnen Verbindungsfaden zusammen, und wenn dieser zerreisst, so ist auch die Theilung des Mikronucleus, sie ist eine amitotische, vollendet. Die vordringende Ringfurche zertheilt den Körper nun vollständig in die beiden Tochterthiere. Beide haben ihr Cytostoma und ihren Cytopharynx, und jedes ist wieder mit einem Makronucleus und zwei Mikronuclei ausgestattet, den Theilproducten des alten Makronucleus und der alten Mikronuclei.

Was die pulsirenden Vacuolen anbetrifft, so tritt während des Theilungsvorganges vor jeder der beiden alten eine neue auf, so dass bei erfolgter Theilung jedes Tochterthier wieder zwei hat, eine der beiden alten und eine neu gebildete.

Das Wimperkleid des Mutterthieres geht direct in das der beiden Tochterthiere über.

Der ganze Theilungsvorgang spielt sich bei P. aurelia in ca. 2 Stunden ab.

Unter günstigen Ernährungsbedingungen wachsen die Tochterthiere rasch zur Grösse des Mutterthieres heran, um sich bald wieder durch Theilung zu vermehren.

Nach Maupas (1888), bestätigt von Joukowsky (1898), ist die Schnelligkeit der Vermehrung von folgenden Factoren abhängig: 1) vom eigenen Temperament der Art, 2) von der biologischen Anpassung hinsichtlich der Nahrung, 3) von der Qualität und Quantität der Nahrung und 4) von der Temperatur.

Paramaecium caudatum theilt sich in 24 Stunden bei einer Temperatur von 15—17° C durchschnittlich einmal, bei 17—20° C zweimal. Ganz ähnlich verhält sich P. aurelia. P. bursaria theilt sich bei 13—15° C einmal in 2—3 Tagen. Aus diesen und anderen Beobachtungen ergiebt sich der bedeutende Einfluss der Temperatur auf die Schnelligkeit der Vermehrung.

Senile Degeneration von Culturen. Maupas (1888, 1889) hat verschiedene Formen von Infusorien in strenger Inzucht und unter genauer Controle monate- und jahrelang cultivirt und z. B. bei P. aurelia die ganze Descendenz eines isolirten Individuums während 2 Monate beobachtet. Er constatirte bei solchen Inzuchten das schliessliche Eintreten einer senilen Degeneration, deren Erscheinungen er bei Stylonychia pustulata und St. mytilus, Onychodromus grandis, Oxytricha und Leucophrys patula genauer untersuchte: zunehmende Verkleinerung bei zunehmender Zahl

der Generationen, Erscheinungen der Atrophie am oralen Wimperapparat, Schrumpfen des Körpers, Auftreten von Krüppelformen, die unfähig sind zu leben und sich fortzupflanzen, Degradation des Kernapparates. Es kann sich zuerst eine partielle, dann eine totale Atrophie des Mikronucleus einstellen, die indessen die Thiere nicht verhindert, sich noch einige Generationen hindurch durch Theilung fortzupflanzen. Die Degeneration ergreift schliesslich auch den Makronucleus, und die Culturen sterben ab. Bei Stylonychia pustulata und Onychodromus grandis wurde bei Individuen in seniler Degeneration befindlicher Culturen, nach schon längst erfolgtem Schwunde des Mikronucleus, eine allgemeine Neigung zur Conjugation beobachtet. Die Conjugation blieb aber unfruchtbar und führte zum Tode der Conjugirten.

Culturen verschiedener Arten wurden bis zum Aussterben verfolgt. Die eine Cultur (von Stylonychia pustulata) bestand aus den Abkömmlingen eines Individuums, das eine fruchtbare Conjugation eingegangen war. Das vollständige Aussterben der Cultur erfolgte in der 316. Generation.

Conjugation (Karyogamie). Unter Conjugation versteht man bei den Protozoen eine unter bestimmten Bedingungen erfolgende, vorübergehende, gewöhnlich nur partielle, Verschmelzung von zwei Individuen, die als Gameten bezeichnet werden, und dabei erfolgenden Austausch von chromatischer Kernsubstanz. Die Erscheinungen der Conjugation sind bei mehreren Infusorienformen eingehend studirt worden, ganz besonders genau bei Paramaecium.

Die Bedingungen, unter denen fruchtbare Conjugation eintreten kann, sind nach Maupas (1889): 1) Conjugationsreife, 2) Nahrungsmangel, 3) möglichst entfernte Verwandtschaft der conjugirenden Individuen einer Art.

1) Conjugationsreife. Es existirt in der Reihe der Generationen eine Periode der Conjugationsreife, während welcher allein fruchtbare Conjugationen stattfinden können. Vorher giebt es auch bei fastenden Thieren keine Conjugationen, und nachher bleiben die Conjugationen, wenn sie noch vorkommen, steril und führen zum Tode der conjugirenden Gameten.

Bei Leucophrys patula dauert die Periode der Conjugationsreife ungefähr von der 300. bis 450., bei Onychodromus grandis von der 140. bis 230., bei Stylonychia pustulata von der 130. bis 170./180. Generation. Besondere morphologische Merkmale der Conjugationsreife scheinen im Allgemeinen nicht zu existiren. Immerhin wurde bei Oxytrichiden (Onychodromus, Stylonychia), die normaler Weise 6—8 Mikronuclei besitzen, die Beobachtung gemacht, dass die Zahl der Mikronuclei bei conjugirenden Individuen durchschnittlich auf 2 reducirt ist. Ferner sind es immer kleine Exemplare, die conjugiren. Während Par. caudatum leicht eine Grösse von 300 μ erreicht, sind die Gameten dieser Art durchschnittlich nur 180—210 μ lang. Die geringe Grösse findet ihre Erklärung darin, dass die Thiere sich während des Fastens theilen. Es giebt Formen, die sich während des Fastens, vor der Conjugation, bis 4- und 5mal theilen und bei denen in Folge dessen die conjugirenden Individuen (Gameten) wirklich zwerghaft sind (Leucophrys, Prorodon, Didinium, Enchelys).

2) Nahrungsmangel. Während der Periode der Conjugationsreife tritt Conjugation nur bei Nahrungsmangel auf. Durch Nahrungsentzug kann man Conjugationen herbeiführen, durch Nahrungszufuhr zu jeder Zeit verhindern.

3) Möglichst entfernter Grad der Verwandtschaft. Nach ausgedehnten, an Leucophrys patula, Onychodromus grandis, Stylonychia pustulata, Loxophyllum fasciola angestellten Beobachtungen conjugiren Individuen eines und desselben Stammes, die von dem gleichen Thier abstammen, auch dann nicht, wenn bei ihnen die übrigen Bedingungen zur Conjugation erfüllt sind (Nahrungsmangel, Conjugationsreife). Vermischt man aber Zuchten conjugationsfähiger Individuen verschiedener Culturen, die nicht derselben Generationsfolge angehören, so treten so massenhaft fruchtbare Conjugationen auf, dass man von Conjugationsepidemien spricht.

Joukowsky hat 1898 die Maupas'schen Untersuchungen über die Bedingungen des Eintrittes der Conjugation nachuntersucht und ist dabei vielfach zu anderen Resultaten gekommen. Bei 2 getrennten Culturen von Pleurotricha lanceolata Ehrb., die von 2 Exemplaren herrührten, die aus einer Conjugation hervorgegangen waren, konnte J. nach 8 Monaten noch keine Degenerationserscheinungen nachweisen, obschon die Zahl der Generationen bei der einen Cultur 458 erreicht hatte. Mischungen zwischen den Individuen verschiedener Culturen führten nie zu Conjugationen, obschon J. die Thiere nach den Angaben Maupas' hungern liess. Dasselbe hatte Maupas bei Stylonychia mytilus festgestellt.

Erst nach 9 Monaten, als J. die Versuche abbrach, konnte er abnormale Erscheinungen am Kern beobachten. Auch bei Paramaecium caudatum (2 Culturen, die eine bis zu 150, die andere bis zu 170 Generationen) konnte J. nicht mit Sicherheit Degenerationserscheinungen am Kern nachweisen, wohl aber Schwund der Cilien an der Oberfläche. Bei P. putrinum scheint nach J. die Conjugationsreife schon nach 7 oder 8 Theilungen einzutreten, also eigentlich immer vorhanden zu sein. Auch spielt bei dieser Art die nahe Verwandtschaft conjugirender Thiere keine Rolle. J. isolirte ein Thier, welches eben conjugirt hatte, und fand schon am 5. Tage unter den Descendenten (über 200 Exemplare) Exemplare in Conjugation. Er isolirte wiederum solche conjugirenden Exemplare und konnte wiederum dasselbe constatiren. Bei weiteren Wiederholungen des Versuches dasselbe Resultat.

Die Angaben von Maupas über den Einfluss des Hungers auf den Eintritt der Conjugation bei Infusorien sind 1899 von R. Hertwig bestätigt worden.

Prowazek bestätigte 1899 für Stylonychia pustulata O. F. M., dass die Nachkommen eines und desselben Thieres nicht miteinander conjugiren. In keiner der Culturen, die von einem einzigen Mutterthier abstammten, trat Conjugation auf. Dagegen liess die Theilungsenergie bald nach, und die Thiere encystirten sich. Bei Vermischung von Culturen trat Conjugation ein.

Tageszeit und Dauer der Conjugation. Bei Paramaecium caudatum erfolgt die Conjugation immer gegen Ende der Nacht und in den ersten Morgenstunden. Sie dauert bei einer Temperatur von 20—25° C ca. 12 Stunden, ebenso bei P. aurelia bei 25° C, während bei 15° C die Conjugation dieser letzteren Form 24 Stunden dauert.

Der Vorgang der Conjugation (Param. caudatum, mit einem Mikronucleus Fig. 92). Zwei Individuen (Gameten) legen sich mit der Bauchseite, Mund gegen Mund, der Länge nach aneinander. Der Mikronucleus eines jeden Gameten tritt in mitotische Theilung. Die beiden Tochtermikronuclei theilen sich wieder, so dass jeder Gamet 4 Enkelmikronuclei bekommt, die, unter sich völlig gleich, ohne bestimmte Regel, im Plasma zerstreut sind. Alle 4 Enkelmikronuclei schicken sich wieder zur Theilung an, aber nur bei einem wird die Theilung perfect; die 3 anderen hingegen zerfallen und verschwinden durch Resorption. Der Mikronucleus, an dem sich die Theilung vollzieht, ist derjenige, der zufällig dem Munde zunächst liegt. Er befestigt sich mit einem Ende am Exoplasma, dicht vor dem Munde, streckt sich in die Länge und theilt sich mitotisch so, dass der eine seiner Tochterkerne, der männliche Kern oder Wanderkern, beim Munde bleibt, während der andere, der weibliche oder stationäre Kern, ins Körperinnere zu liegen kommt. Obschon nun ein sichtbarer Unterschied zwischen Wanderkern und stationärem Kern nicht existirt, so ist doch ihre durch ihre Lage bedingte Rolle eine verschiedene, indem der stationäre Kern in dem Paramaecium-Individuum (Gamet), dem er angehört, zurückbleibt, während der Wanderkern durch die beiden aneinander geschmiegten Cytostomata in den gegenüber liegenden Gameten hinübertritt. Dabei gleitet der Wanderkern des rechtsseitigen Gameten immer dicht über den Wanderkern des linksseitigen conjugirenden Gameten hinweg (Fig. 92).

Ist der Austausch der Wanderkerne erfolgt, so verschmilzt der stationäre, zurückgebliebene Kern eines jeden Gameten mit dem von dem anderen Gameten herrührenden Wanderkern (Fig. 92, 7). Dieser Austausch des Wanderkernes und seine Verschmelzung mit dem stationären Kerne ist das Wesentliche beim Conjugationsvorgange (Karyogamie). Der neue Kern, der so in jedem Gameten entstanden ist, kann als conjugirter Kern, Frischkern oder Synkaryon bezeichnet werden.

Jetzt lösen sich die beiden Paarlinge voneinander los und schwimmen ein jeder seiner Wege. Die Lostrennung erfolgt zuletzt am Munde. Der Cytopharynx, der während der Conjugation verschwunden war, bildet sich wieder, so dass wenige Stunden nach der Lostrennung die Exconjugirten wieder Nahrung zu sich nehmen können.

Der Makronucleus blieb zunächst von den Vorgängen der Conjugation ganz unberührt. Erst wenn sich die Gameten wieder trennen, treten an ihm Erscheinungen der Deformation auf. Er zerfällt dann, und die Producte seines Zerfalles, kleine kuglige Körperchen, werden schliesslich resorbirt.

Nach vollzogener Conjugation beginnt in jedem Individuum sofort die Periode der Reconstitution des Kernapparates (Fig. 93). Der conjugirte Kern (Synkaryon) theilt sich 3mal hintereinander, und zwar wiederum mitotisch. Von den 8 Kernen, die so gebildet werden, kommen 4 in den vorderen, 4 in den hinteren Körpertheil zu liegen. Die 4 vorderen wachsen stark und stellen 4 Makronucleus-Anlagen dar. Von den 4 hinteren entwickelt sich nur einer weiter, dieser wird zum neuen Mikronucleus. Die 3 anderen atrophiren und verschwinden.

Auf diesem Stadium der Reconstitution des Kernapparates (wenn im Körper des Paramaecium 4 Makronucleus-Anlagen und ein neuer Mikronucleus gebildet sind) sind die beiden Exconjugirten zur e r s t e n

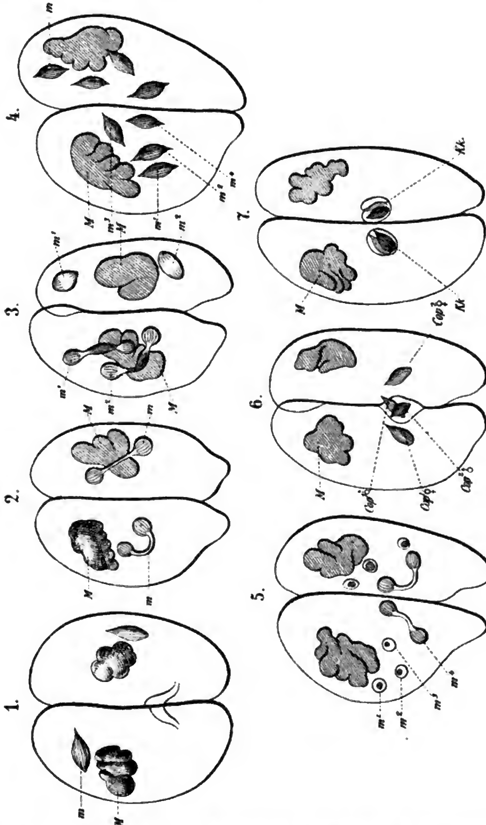


Fig. 92. **Conjugation von Paramaecium caudatum.** *M* Makronucleus, *m* Mikronucleus, *Cop* Wanderkerne und stationäre Kerne (Conjugationskerne), *Kk* Synkaryon. Frei nach MAUPAS 1889, aus WEISMANN, Amphimixis, 1891.

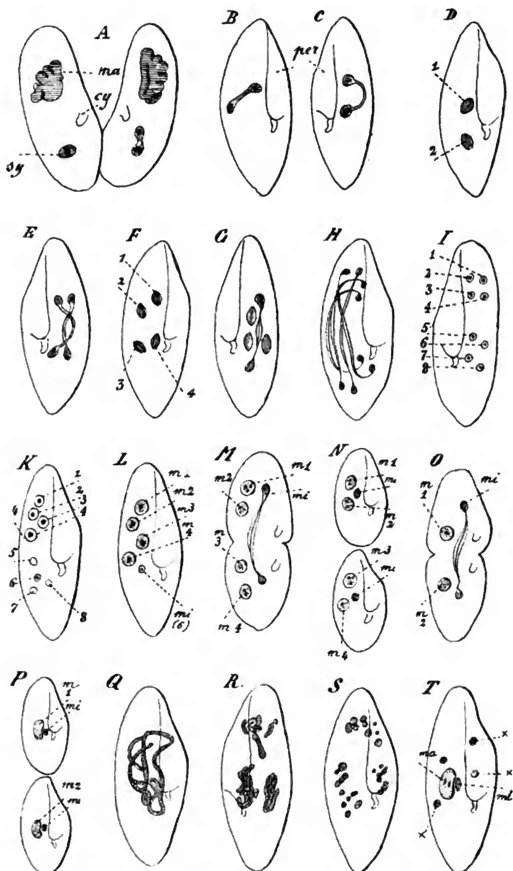


Fig. 93. **Paramaecium caudatum, Reconstitution des Kernapparates nach erfolgter Conjugation.** Nach MAUPAS 1889, schematisirt. *A* zwei conjugirte Individuen im Begriffe sich zu trennen, *ma* der alte veränderte Makronucleus, *cy* Cytopharynx, *sy* Synkaryon (Verschmelzungsproduct von Wanderkern und stationärem Kern). *B, C*

Individuen (Gameten) von einander losgelöst, das Synkaryon in Theilung. *D* Das Synkaryon getheilt, *1*, *2* seine beiden Tochterkerne. *E* Die beiden Tochterkerne des Synkaryon in Theilung, *F* *1*, *2*, *3*, *4* seine 4 Enkelkerne, *G* einer der 4 Enkelkerne in Theilung, *H* alle 4 Enkelkerne in Theilung, *I* *1*, *2*, *3*, *4*, *5*, *6*, *7*, *8* die Urenkelkerne des Synkaryon, davon 4 vorn und 4 hinten. *K* *1*, *2*, *3*, *4* (vorn) sind angewachsen, von den vier hinteren sind drei (*5*, *7*, *8*) im Begriffe zu verschwinden, nur einer (*6*) erhält sich, es ist der neue Mikronucleus, aus *1*, *2*, *3*, *4* wird später je ein Makronucleus. *L* m_1 m_2 m_3 m_4 4 neue Makronuclei, *mi* (*6*) der neue Mikronucleus, *5*, *7*, *8* sind resorbirt. *M* Erste Theilung des Paramaecium nach der Conjugation; Theilung des Mikronucleus *mi*. *N* Erste Theilung vollendet, jedes Individuum hat seinen Mikronucleus *mi*, das vordere enthält die beiden Makronuclei m_1 und m_2, das hintere m_3 und m_4. *O* Eines der beiden Tochterindividuen (das vordere) herangewachsen, selbst wieder in Theilung (Theilung seines Mikronucleus *mi*). *P* Die Theilung vollzogen. Von den beiden Enkelindividuen erhält jedes eine Tochterhälfte *mi* des Kleinkerns, ausserdem das vordere den Makronucleus m_1, das hintere den Makronucleus m_2. In dieser Generation ist der normale Kernbestand wiederhergestellt: ein Makronucleus und ein Mikronucleus. *Q*, *R*, *S*, *T* Veränderungen, Zerfalls- und Degenerationserscheinungen am alten Makronucleus (*A ma*) während dieser Zeit. *Q* entspricht dem Stadium der Fig. *H*, *R* dem Stadium der Fig. *I*, *S* dem Stadium der Fig. *N* (ein Tochterthier), *T* dem Stadium der Fig. *P* (ein Enkelthier), X die letzten Reste des alten Makronucleus, neben dem neuen, *ma*.

Fortpflanzung durch Theilung bereit. Diese tritt bei 25° C und reichlicher Nahrung 24—30 Stunden nach der Trennung ein.

Bei dieser Theilung theilt sich der neue Mikronucleus in der gewöhnlichen Weise. Die 4 Makronucleus-Anlagen hingegen theilen sich nicht, sondern es gelangen je 2 von ihnen in die Tochterinfusorien. Jetzt hat jedes Tochterinfusor einen Mikronucleus und 2 Makronucleus-Anlagen (Fig. 93 *N*). Ca. 20 Stunden nach der ersten Theilung erfolgt die zweite Theilung. Der Mikronucleus theilt sich dabei wieder, während die Enkelinfusorien je eine der 2 Makronucleus-Anlagen mitnehmen (Fig. 93 *O*, *P*). Inzwischen sind die Makronucleus-Anlagen zur normalen Grösse des Makronucleus herangewachsen, so dass also die Individuen der Enkelgeneration der Exconjugirten wieder einen normalen Kernapparat: einen Makronucleus mit anliegendem Mikronucleus, reconstituirt haben (Fig. 93 *P*). Letzte Reste des alten Makronucleus können jetzt noch vorhanden sein.

Von nun an geschieht die Fortpflanzung durch Theilung regelmässig in der gewöhnlichen Weise, die weiter oben geschildert wurde.

Wir wollen nun zu einer vergleichenden Uebersicht der Zellbestandtheile der Protozoen übergehen.

IV. Das Protoplasma.

Im Allgemeinen lässt das Protoplasma des Zellenleibes der Protozoen eine äussere Rindenschicht, das Ektoplasma, und eine innere Markmasse, das Endoplasma, unterscheiden. Das Ektoplasma ist gewöhnlich mehr hyalin, feinkörniger und etwas fester als das Endoplasma. Eine scharfe Grenze zwischen beiden existirt jedoch nicht.

Ein Ektoplasma lässt sich deutlich bei den Lobosen, Flagellaten, Gregariniden, Ciliaten und Suctoria erkennen, während es bei den Foraminiferen und Radiolarien nicht vom Endoplasma gesondert ist.

Im Endoplasma liegt stets der Kern, häufig auch die pulsirende Vacuole. Sodann finden sich in ihm stets verschiedene Einschlüsse: Flüssigkeitstropfen, Nahrungsvacuolen, Excrementvacuolen, Excretkörnchen fehlen selten. Dazu kommen oft noch Gasbläschen, Stärkekörnchen, Paramylonkörn-

chen, Eiweisskörnchen, Oeltröpfchen, Fettkügelchen, Pigmente u. s. w. Im Innern der Centralkapsel der Polycyttarier unter den Radiolarien findet sich constant ein grosser, central gelagerter, gefärbter Oeltropfen. Gelb, grün oder braun gefärbte Plasmakörper (Chromatophoren) finden sich bei einer grossen Anzahl von Flagellaten mit holophytischer Ernährungsweise.

Bei den beschalten Süsswasser-Sarcodinen treten im Protoplasma (innerhalb der Schale) häufig Gasvacuolen auf, die vorübergehend oder dauernd das specifische Gewicht des durch die Schale beschwerten Körpers derart vermindern, dass er im Wasser zu flottiren vermag. Mit Hülfe dieser hydrostatischen Apparate vermögen die Thierchen übrigens auch im Wasser zu steigen und zu sinken (Neubildung und Rückbildung der Vacuolen).

Wo geformte Nahrung aufgenommen wird, was bei allen echten freilebenden und festsitzenden Protozoen der Fall ist, wird sie in das Endoplasma hinein befördert.

Die oben genannten Einschlüsse fehlen fast sämmtlich den parasitischen Sporozoen, bei denen schon gelöste Nahrung auf osmotischem Wege in den Körper eindringt. Doch kommen Körnchen einer stärkeähnlichen Substanz und Proteinkryställchen im Endoplasma der Gregariniden vor.

Die Verhältnisse des Cytoplasmas der Heliozoa sind ganz besonderer Art. Hier ist meist das die centrale Markmasse bildende Plasma hyalin, ohne Vacuolen und andere Einschlüsse oder doch ärmer an Vacuolen, während die sehr stark entwickelte Rindenschicht so stark von Vacuolen durchsetzt ist, dass sie ein fast schaumiges Aussehen gewinnt. Die Nahrung dringt nur in die Rindenschicht, nicht in die Markmasse ein.

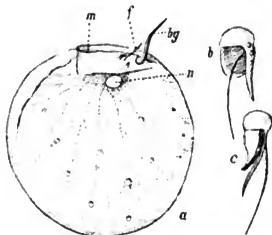


Fig. 94. *a* **Noctiluca miliaris** SUR., nach BÜTSCHLI, etwas verändert, *bg* Bandgeissel, *f* Geisselhaar (Flagellum), *m* Mundspalte, *n* Kern; ***b*** und ***c*** Schwärmer von Noctiluca.

Ueber die Circulation (Cyclose) des Endoplasmas der Ciliata und Flagellata vergl. das bei der monographischen Darstellung von Paramaecium und im Abschnitt „Nutritive Organellen“ Gesagte.

Während bei den Flagellata im Allgemeinen das die verschiedenen Einschlüsse enthaltende Endoplasma gleichmässig im Körper vertheilt, homogen und relativ dünnflüssig ist, zeigt das Plasma bei den Cystoflagellaten (Noctiluca, Leptodiscus) eine Beschaffenheit, die an jene des Plasmas von Pflanzenzellen erinnert (Fig. 94). Von einer grösseren, den Kern enthaltenden, unter der Mundspalte (Cytostoma) gelegenen Hauptansammlung von Plasma (Hauptplasma, Centralplasma) strahlen nach allen Seiten Plasmastränge aus, die sich, gegen die Peripherie verlaufend,

verästeln, miteinander anastomosiren und dabei immer dünner und feiner werden. Der Raum zwischen diesen Strängen ist mit klarem, farblosem Zellsaft erfüllt. Im Plasma kommen langsame Verschiebungen seiner Theilchen vor, dabei werden seine Einschlüsse (Nahrungsvacuolen, Fetttröpfchen etc.) ebenfalls verschoben, und zwar in den Strängen wie in der centralen Ansammlung. Stränge können eingehen und sich neubilden.

Das Plasma von Noctiluca zeigt auf Reiz hin und in der Nacht Phosphorescenz, die wahrscheinlich von den Fetteinschlüssen ausgeht.

Bei den Dinoflagellaten findet sich in den äusseren Partien des Endoplasmas eine Lage grosser Vacuolen.

Als Ergänzung zu dem im vorstehenden Abschnitt über das Protoplasma und seine Einschlüsse Gesagten dienen die Abschnitte über Amoeba, über Coelospathis, über Paramaecium, über nutritorische, respiratorische und excretorische Organellen, sowie die Darstellung des Generationswechsels von Trichosphaerium.

V. Die Pellicula.

Während bei den Amöben, Foraminiferen, Radiolarien und Heliozoen, also bei sämmtlichen Sarcodinen, das Cytoplasma (speciell das Ektoplasma) in grosser Ausdehnung nackt und formveränderlich zu Tage tritt, differenzirt sich die äusserste Lage des Ektoplasmas bei vielen Flagellaten, den Infusorien und manchen Sporozoen zu einem etwas derberen, aber im Allgemeinen sehr dünnen Häutchen, das meist als Pellicula bezeichnet wird. Diese Membran schmiegt sich dicht an die darunter liegende Ektoplasmaschicht, von der sie öfter nicht ganz scharf zu unterscheiden ist, an und macht alle Formveränderungen mit, die der Körper etwa erleiden kann. Sie theilt sich bei der Theilung des Körpers mit.

VI. Der Kern (Nucleus).

Bei allen Protozoen kommt im Plasmaleib mindestens ein Kern vor, dessen Form und Structur mannichfache Variationen zeigt, auf die näher einzugehen unsere Aufgabe nicht ist.

Ob wirklich kernlose Formen (sogenannte Moneren) existiren, muss heut zu Tage als sehr fraglich erscheinen.

Wo mehrere oder viele Kerne vorhanden sind, ist dieser Zustand wohl fast immer (in manchen Fällen nachgewiesenermaassen) das Resultat einer fortgesetzten Theilung eines ursprünglich, beim ganz jugendlichen Thiere, in der Einzahl vorhandenen Kernes. Es ist diese Vermehrung der Kerne im Plasma von Protozoen meistens eine frühzeitige Vorbereitung zur Fortpflanzung.

Der Kern liegt im Endoplasma.

Am häufigsten ist der Kern bläschenförmig.

Die Amöben haben im Allgemeinen einen einzigen Kern, Paramoeba beständig 2. Difflugia und Arcella jedoch haben häufig viele Kerne, Difflugia im Maximum gegen 250.

Bei den Foraminiferen ist man über die Kernverhältnisse noch wenig orientirt. Bei den genauer untersuchten Formen konnte stets mindestens ein Kern, oft konnten mehrere bis viele nachgewiesen werden.

Das Vorkommen mehrerer Kerne steht vermuthlich immer mit der Fortpflanzung im Zusammenhang.

Auch die Heliozoen haben entweder (Beispiel: Actinophrys) einen einzigen, grossen, bläschenförmigen, central oder exentrisch gelagerten Kern oder mehrere (Nuclearia) bis sehr viele Kerne (Actinosphaerium hat 20–500).

Bei den Radiolarien liegt der bläschenförmige Kern oder liegen die Kerne immer im Innern der Centralkapsel (vergl. Fig. 20, 21, 22). Mehrere Kerne besitzen unter den Spumellarien die Polycyttarien und dann die Acantharien, indem bei diesen Formen der anfänglich einzige Kern sich früh zu theilen beginnt. Wo er sich spät theilt (bei allen übrigen Radiolarien), zeichnet er sich durch seine beträchtlichen Dimensionen aus.

Unter den Sporozoen sind einzig und allein die Myxosporidien mehrkernig, sonst ist der Kern immer in der Einzahl vorhanden. In der Unterordnung der Polycystidea der Gregarinen, wo der Zellleib durch eine quere aus Ektoplasma gebildete

Fig. 95.

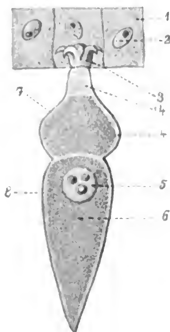


Fig. 96.

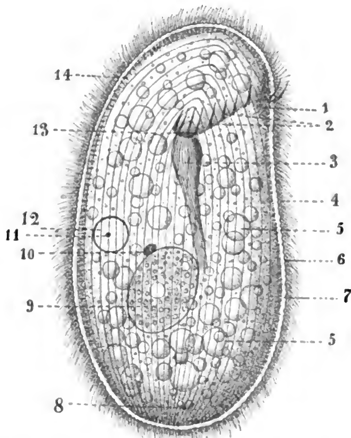


Fig. 95. **Corycella armata** LÉGER. Länge 280—300 μ. Lebt im Darm der Larve von Gyrinus natator (eines Wasserkäfers), nach LOUIS LÉGER 1892, etwas ergänzt. Der Epimerit *3* steckt in einer Epithelzelle. Die Epithelzellen *1* mit ihren Kernen *2* sind ganz schematisch hinzugezeichnet. *4* Ektoplasma, *5* Kern, *6* Entoplasma, *7* Protomerit, *8* Deutomerit.

Fig. 96. **Nassula elegans** EHRBG. 0,1—0,14 mm lang und 0,06—0,09 mm breit, von der Bauchseite. *1* Pigmentfleck, *2* adorale Wimperzone, *3* Cytopharynx, *4* Gallertschicht, *5* Nahrungskörper, *6* Pellicula, *7* homogene Schicht des Exoplasmas, *8* Cytopyge (Zellenafter), *9* Makronucleus, *10* Mikronucleus, *11* Porus der pulsirenden Vacuole *12*, *13* Cytostoma (Zellenmund), *14* Trichocystenschicht. Nach SCHEWIAKOFF 1899.

Scheidewand in einen vorderen Protomeriten und einen hinteren Deutomeriten getheilt ist, liegt der bläschenförmige Kern im letzteren (Fig. 95).

Auch sämmtliche Flagellaten besitzen immer nur einen einzigen, gewöhnlich bläschenförmigen Kern.

Eigenthümlich und in hohem Grade interessant sind die Kernverhältnisse bei den Ciliata und Suctoria. Hier kommen im Zellleib immer mindestens zwei verschieden grosse und physiologisch differente Kerne von verschiedener Structur vor. Der grössere Kern, Makronucleus, beherrscht die Functionen des Stoffwechsels und der Bewegung. Ihm liegt der winzig kleine Mikronucleus dicht angeschmiegt (Fig. 96). Dieser spielt bei den Erscheinungen der Fortpflanzung und der Conjugation eine dominirende Rolle (vergl. das in der monographischen Darstellung von Paramaecium Gesagte und den Abschnitt: „Fortpflanzung").

Die einzige sicher bekannte Ausnahme von der Regel, dass die Ciliata und Suctoria zwei differente, specialisirte, Kerne besitzen, bilden die parasitischen Opalinen und die Gattung Maupasia. Die ersteren haben im erwachsenen Zustande viele Kerne, die alle untereinander morphologisch und physiologisch gleichwerthig sind.

Im Einzelnen sind die Kernverhältnisse recht verschieden. Es sei darüber einiges wenige gesagt.

Ciliata. Gestalt des Makronucleus. Viele Ciliata haben einen kugeligen, ovoiden oder ellipsoiden Grosskern. Bei manchen Formen streckt er sich wurstförmig in die Länge und kann sich dabei hufeisenförmig auf sich selbst zurückkrümmen (Beispiele: Didinium, Euplotes, Urocentrum und viele Peritricha: Vorticella, Carchesium (Fig. 56, p. 32), Epistylis, Zoothamnium, Lagenophrys, Opercularia) Es kann der Kern auch lang-bandförmig werden, und er kann dabei Biegungen und Windungen bilden (Beispiele: Trichodina, Ophrydium, Cothurnia und manche Heterotrichen: Plagiotoma, Bursaria, Climacostomum). Der bandförmige Kern kann in regelmässigen Abständen Einschnürungen darbieten und so perlschnur- oder rosenkranzförmig werden (Beispiele: Dileptus und die Heterotrichen: Condylostoma, Stentor (Fig. 97), Spirostoma). Bei den Hypotrichen zerfällt der Makronucleus gewöhnlich in 2, selten mehr, ellipsoidische Stücke, die aber miteinander durch dünne Verbindungsstränge verbunden sind (Fig. 153). Loxodes endlich hat zahlreiche gesonderte Makronuclei.

Der Mikronucleus ist bei den Formen, bei denen der Grosskern eine gedrungene Gestalt hat, in der Regel in der Einzahl vorhanden. Wo aber der Grosskern eine langgestreckte, band- oder perlschnurförmige Gestalt annimmt, finden sich häufig mehrere bis viele Mikronuclei, auf die ganze Länge des Makronucleus vertheilt (Beispiele: Dileptus, Condylostoma, Bursaria, Stentor, Spirostoma).

Bei den Hypotrichen liegt jedem Stück des Grosskerns ein Kleinkern an, und bei Loxodes gehört zu jedem von den zahlreichen Makronuclei in der Regel ein Mikronucleus.

Suctoria. Bei den Sauginfusorien wiederholen sich ähnliche Verhältnisse, wie bei den Ciliata. Der Makronucleus ist am häufigsten gedrungen, kugelig, ellipsoidisch, wurstförmig, sichelförmig, hufeisenförmig,

ihm ist ein einziger Mikronucleus beigesellt. Aber auch bei den Suctorien kann der Makronucleus band- oder strangförmig werden (Beispiele: Tokophrya elongata, Acineta linguifera). Der Zellkern kann sich, und dann besonders bei zunehmendem Alter, verästeln (Arten der Gattungen Ephelota, Ophryodendron, Trichophrya). Bei Tokophrya steini gehen von einer centralen Partie des Makronucleus nach allen Richtungen Zweige ab, die sich selbst wieder verästeln können. Bei Dendrosoma (Fig. 98), dessen Körper selbst vielfache Aeste bildet, erstreckt sich der bandförmige Grosskern, indem er sich ebenfalls verzweigt, in sämmtliche Aeste hinein.

Der Kleinkern ist bis jetzt bei nur wenigen Arten von Sauginfusorien nachgewiesen.

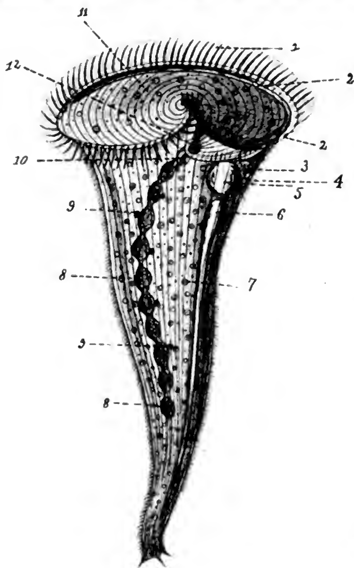


Fig. 97. **Stentor polymorphus** O. F. MÜLLER, Süsswasser. Länge ausgestreckt bis über 1 mm. Nach STEIN 1867 verändert von BÜTSCHLI und SCHEWIAKOFF in LEUCKART, Wandtafeln. Das Hinterende mit einigen pseudopodienartigen Fortsätzen festgeheftet. *1* Die adorale Membranellenzone, *2* die vordere zuführende Vacuole, *3* Kothvacuole kurz vor ihrer Entleerung aus der Cytopyge *4*, *5* contractile Vacuole, *6* hintere zuführende Vacuole, *7* Zoochlorellen, *8* perlschnurförmiger Makronucleus, *9* Mikronuclei, *10* Cytopharynx, die Verweislinie geht etwas zu weit, *11* das Peristoma oder Stirnfeld, *12* das Cytostoma.

Die Vermehrung des Kernes geschieht bei den Protozoen in überaus mannigfaltiger Weise, was in den Abschnitten über die Fortpflanzung der Protozoen einigermaassen demonstrirt wird. Sie ist in der Neuzeit von verschiedenen Forschern in sehr minutiöser Weise untersucht worden, wobei es sich herausgestellt hat, dass alle möglichen Modificationen der directen, mitotischen und multiplen Kernvermehrung vorkommen und die verschiedensten Uebergänge zwischen den Vermehrungsformen. SCHAUDINN sagt: „die Stammesgeschichte der Kerntheilung hat sich innerhalb der Protozoengruppe abgespielt", und R. HERTWIG ist nicht darüber verwundert, dass die Karyokinese (Mitose) gerade bei den Protozoen eine Tendenz zu so verschiedenartigem Verlauf zeigt, während sie bei vielzelligen Thieren

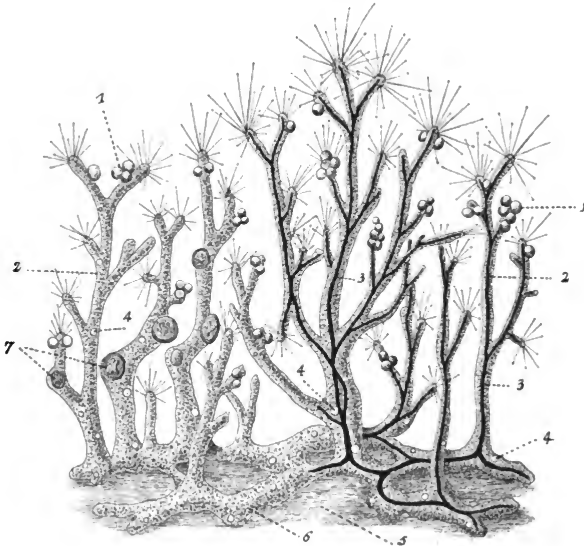
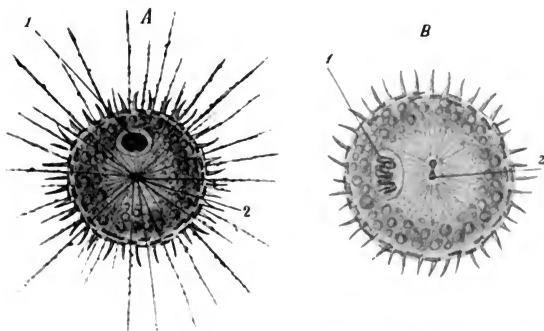


Fig. 98. **Dendrosoma radians** Ehrb. Ueppig entwickeltes, reich verästeltes Exemplar. Höhe bis 2,4 mm. *1* Aeussere Knospen, oben an den Stämmchen, *2* aufrechte, verzweigte Stämmchen, *3* bandförmiger Kern, der allen Verzweigungen folgt, nur auf der rechten Seite dargestellt, schematisch eingezeichnet, *4* contractile Vacuolen, *5* Unterlage (Oberfläche einer Wasserpflanze), *6* dieser Unterlage sich anschmiegende Aeste (Stolonen), *7* innere Knospen an den unteren Partien der Stämmchen. Süsswasser. Nach S. Kent 1880—1882, etwas verändert.

und Pflanzen einen so constanten Charakter trägt. Bei den Protozoen sei die Karyokinese eben erst in Ausbildung begriffen und ein neu entstehender Process werde noch nicht so sehr in seinem Verlauf festgestellt sein, wie ein solcher, der schon seit Langem eine bestehende Einrichtung geworden ist.

Während bei den Metazoen die mitotische Theilung fast ausschliesslich herrscht, prädominiren bei den Protozoen verschiedene Formen der directen Theilung. Viele Forscher glauben, dass sich bei den Metazoen die directe Kerntheilung nur bei solchen Zellen findet, die dem Untergang geweiht sind. Das trifft jedenfalls für die Protozoen nicht zu. Bei Amoeba crystalligera Gruber hat Schaudinn (1896) 28 Generationen aus 3 Individuen gezogen und dabei immer nur eine Art der directen Kerntheilung beobachtet.



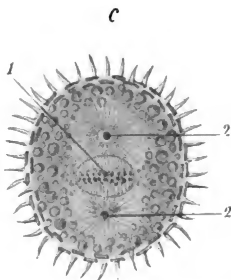


Fig. 99. **Acanthocystis aculeata** HERTW. und LESSER. *A* Nach dem Leben. *B*, *C* erste Theilungsstadien nach Präparaten. *1* Kern, *2* Centrosoma. Nach SCHAUDINN 1896.

VII. Das Centrosoma.

Ein demjenigen der Metazoen entsprechendes, achromatisches, neben dem Kern liegendes Centrosoma findet sich bei den Protozoa im Allgemeinen noch nicht. Seine Function, die Theilung des Kernes und des Protoplasmas zu reguliren und zu lenken, fällt bei den Protozoen einem Theil der achromatischen Kernsubstanz zu. Man stellt sich vor, dass sich bei den Metazoen diese ursprünglich aus dem Kern herrührende Substanz als besonderes, dauerndes Organell selbständig gemacht habe. In dieser Beziehung ist der, wenigstens in einem Falle bei Metazoen (von BRAUER [1893] bei der Spermatogenesis von Ascaris megalocephala) geführte Nachweis des Auftretens des Centrosomas im Kern von Bedeutung.

Wenn nun auch den Protozoen ein Centrosoma im Allgemeinen fehlt, so ist doch in einzelnen Fällen ein derartiges Organell nachgewiesen worden.

Bei gewissen Heliozoen (Acanthocystis (Fig. 99 u. 100), Sphaerastrum, Heterophrys, Raphidiophrys, Gymnosphaera) findet sich im Mittelpunkt des Zellenleibes ein im Leben ziemlich stark lichtbrechendes Körperchen, das sich durch verschiedene Kernfärbemittel als stark tinctionsfähig erweist, es ist das Centralkorn (vergl. besonders SCHAUDINN, 1896). Bei diesen Formen (nur Gymno-

sphaera ist mehrkernig) liegt der Kern excentrisch. Bei der Theilung der einkernigen Formen erfolgt die Kerntheilung auf typisch mitotische Weise, wobei sich das Centralkorn ganz wie ein Metazoencentrosoma verhält, von dem es sich aber durch seine Tinctionsfähigkeit unterscheidet. An der Knospenbildung hingegen betheiligt sich das Centralkorn nicht. Bei der Entwickelung der Knospe zum ausgebildeten Thier tritt das Centralkorn neu auf, und zwar zuerst im Kern, aus dem es sodann in das Plasma übertritt.

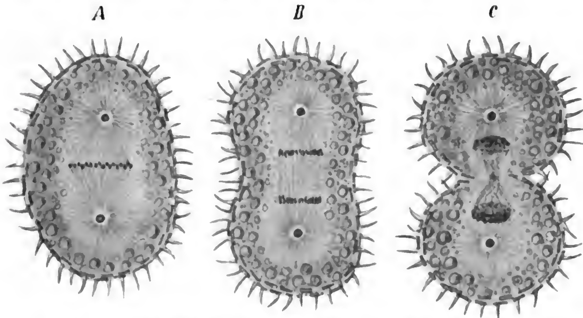


Fig. 100. **Acanthocystis aculeata** Hertw. und Lesser. *A*, *B*, *C* Spätere Theilungsstadien, nach todten Präparaten. Schaudinn 1896.

Ganz ähnlich wie ein Centrosoma verhält sich auch (vergl. p. 46) der sogenannte Nebenkörper von Paramoeba eilhardi, ein dem Plasma neben dem Kern eingebettetes, stark lichtbrechendes, kugeliges oder wurstförmiges Gebilde. Bei der Fortpflanzung durch Sporenbildung theilt sich zunächst dieser Nebenkörper, und dann erst theilt sich auch der Kern, so dass schliesslich jedem Nebenkörperstück ein Kernfragment zugetheilt ist. Ein typischer Centrosoma tritt ferner bei der Knospung von Noctiluca und der Kerntheilung von Actinosphaerium auf.

Auch bei andern Flagellaten und Heliozoen, ferner bei Sporozoen ist das Vorhandensein von Kerngebilden (Nucleolo-Centrosomen) nachgewiesen worden, deren Rolle bei der Vermehrung der Kerne einigermaassen an die der Centrosomen erinnert.

Die Frage ist im Fluss. Wir müssen für das Nähere ausser auf Bütschli's grosses Werk besonders auf die neueren Arbeiten von Calkins, Ishikawa, R. Hertwig, Lauterborn und Schaudinn verweisen.

Schliesslich sei mit Bütschli darauf hingewiesen, dass sich das Metazoencentrosoma bis zu einem gewissen Grade mit dem Mikronucleus der Infusorien vergleichen lässt. Man kann sich vorstellen, dass ein activer Theil der Kernsubstanz einer primitiven Zelle (oder einer der beiden Kerne einer zweikernigen Zelle, z. B. von Amoeba binucleata) sich in dem einen Falle (bei den Ciliaten) als Nebenkern oder Mikronucleus differenzirte, in dem andern Falle (Metazoenzellen) aber unter

Einbusse der chromatischen Bestandtheile und weitgehender Condensation als Centrosoma zu einem dauernden, selbständigen Zellbestandtheil wurde.

VIII. Protective Organellen
(Schalen, Panzer, Skelete, Kapseln, Cysten, Gehäuse, Stiele, Trichocysten, Nematocysten etc.).

Derartige Gebilde gelangen in verschiedenen Abtheilungen der Protozoen zu überaus reicher und mannichfaltiger Ausbildung und zeigen oft eine wunderbar complicirte und überaus zierliche Beschaffenheit. Wir können hier nur einige Hauptpunkte andeuten und müssen für das überreiche Detail auf die im Litteraturverzeichniss genannten grossen systematischen Monographien verweisen.

Wir können zunächst diejenigen protectiven Organellen, welche den erwachsenen Protozoen zeitlebens zukommen, von jenen unterscheiden, die nur vorübergehend, unter gewissen Verhältnissen, gebildet werden.

A. Temporäre protective Organellen. Cysten.

Die Eucystirung, d. h. die Bildung einer Schutzhülle um den Körper, ist ein vornehmlich bei den Süsswassersarcodina, ferner bei den Ciliata, Suctoria, Flagellata und Sporozoa verbreiteter Vorgang.

Die Thierchen nehmen dabei im Allgemeinen eine kugelige oder ellipsoidische Gestalt an; äussere Fortsätze des Körpers, wie Pseudopodien, Cilien, Geisseln, Kragen u. s. w., verschwinden, resp. sie werden eingezogen. Es verschwinden die Einrichtungen zur Ein- und Ausfuhr der Nahrung (Cystostom, Cytopharynx, Cytopyge etc.) da, wo solche vorhanden sind, während die pulsirende Vacuole nicht selten ihre Thätigkeit, wenn auch oft nur für einige Zeit, fortsetzt. Der Körper umgiebt sich mit einer allseitig geschlossenen resistenten und undurchlässigen Hülle, der Cyste.

Bei den beschalten Formen bildet sich die Cyste innerhalb der Schale.

Beispiel: Arcella (Hertwig 1899). Die chitinige Schale dieser beschalten Amöbe (Fig. 3 *c*) hat die Gestalt eines hohlen Uhrglases. Die grosse Oeffnung zum Austritt der Lobopodien findet sich an der concaven Schalenwand. Im encystirten Zustand liegt der kugelig abgerundete Weichkörper im Innern der Schale; er liegt ihrer Mündung von innen an und verschliesst sie Er ist von einer sehr starken, undurchlässigen Cystenmembran umhüllt, die er vollständig ausfüllt, und enthält 2 bläschenförmige Kerne. In dem Raum zwischen der alten Arcellaschale und der Arcellacyste liegen Nahrungsreste (z. B. Diatomeenschalen), die bei der Encystirung ausgestossen wurden.

Die Beschaffenheit der Cysten kann eine sehr verschiedene sein. Meist sind es vom Plasma nach aussen abgeschiedene Hüllen, Kapseln oder Membranen aus Gallerte oder Chitin oder Cellulose (bei einigen Flagellaten) oder Kieselerde (Heliozoen). Im primitivsten Falle,

z. B. bei den Amöben, wird die Cystenhülle einfach von dem etwas fester werdenden Exoplasma gebildet.

Nicht selten wird eine doppelte und gelegentlich sogar eine dreifache Cystenhülle abgesondert.

Folgendes sind die hauptsächlichen physiologisch-biologischen Bedingungen, unter denen Encystirung erfolgen kann.

1) Bei Verdunstung des Wassers, unmittelbar bevor die Thierchen eintrocknen würden. Die Cysten, die dann gebildet werden, heissen Dauercysten, sie sind meist besonders derb und undurchlässig. In den Dauercysten bleiben die Thierchen lange Zeit, oft Jahre lang, lebensfähig. Als Bestandtheile des Staubes vom Winde verweht oder sonst passiv von Ort zu Ort gelangend, können die Dauercysten wieder ins Wasser gerathen. Dann verlassen die Thierchen die Cystenhülle. Es erfolgt Neubildung der ihnen zukommenden Organellen, und der Körper tritt wieder ins active Leben ein. Diese Dauercysten sind also für die Erhaltung und Ausbreitung der Art von ganz eminenter Bedeutung.

2) Bei zunehmender Verderbniss des Wassers aus Ursachen verschiedenster Art.

3) Zu Beginn des Winters: Winterschlafcysten.

4) Bei der Fortpflanzung: Vermehrung im encystirten Zustande. Vergl. diesen Abschnitt.

5) Vor und während der Conjugation. Vergl. diesen Abschnitt.

6) Nach reichlicher Nahrungsaufnahme (z. B. Vampyrella) während der Verdauung: Verdauungscysten.

7) Im entgegengesetzten Falle, bei andauerndem Nahrungsmangel: Hungercysten.

Protozoen, die zur Beobachtung verschiedener Cysten besonders geeignet sind, sind die holotrichen Ciliaten der Gattung Colpoda, die in Infusionen leicht und in grosser Zahl auftreten. L. Rhumbler hat (1888) die verschiedenen Cystenbildungen von Colpoda cucullus O. F. M. eingehend studirt. Es werden 3 verschiedene Arten von Cysten gebildet: a) Theilungscysten, b) Dauercysten, c) Sporocysten. a) Die Theilungscysten (Fig. 101) werden zu dem Zwecke gebildet, die Thiere während ihrer Fortpflanzung durch Theilung (Zweitheilung oder Viertheilung) zu schützen. Die Wand der Theilungscyste hat an einer Stelle, die dem Hinterende der sich encystirenden Colpoda entspricht, eine Oeffnung, die dadurch zu Stande kommt, dass die am Hinterende gelagerte pulsirende Vacuole immer an der gleichen Stelle sich entleert, wenn auch das Thierchen während der Ausscheidung der Hüllgelatine und ihrer Erstarrung rotirt, aber zu dieser Zeit nur um die Körperlängsaxe. Bei der Theilungsencystirung bleiben die Nahrungsballen im Innenkörper des Thieres, dessen Volumen sich nicht verändert, zurück. Die contractile Vacuole fährt im gewohnten Tempo fort zu pulsiren. Das Cilienkleid aber verschwindet, um erst vor dem Ausschlüpfen der Theilthiere an diesen wieder aufzutreten. b) Die Dauercysten werden vornehmlich als Schutzmittel gegen Austrocknung gebildet. Vor der Encystirung werden die Nahrungsballen ausgestossen. Die gebildete Cystenwand hat keine Oeffnung, weil der sie ausscheidende Colpodaleib während der Ausscheidung um beständig wechselnde Axen rotirt, so dass die pulsirende

Vacuole immer an einer anderen Stelle zur Entleerung kommt. Die Cilien schwinden nach der Encystirung. Das Pulsiren der contractilen Vacuole hört bald gänzlich auf. Das Thier pflanzt sich während der Cystenruhe nicht fort c) Die Sporocysten werden zum Zwecke der Fortpflanzung durch Sporenbildung erzeugt. Vor der Encystirung werden die Nahrungsballen ausgestossen. Die abgeschiedene Cystenwand hat keine Oeffnung, sie besteht aus 2—3 Hüllen, von denen die äusserste als Velum bezeichnet wird. Die contractile Vacuole fährt zunächst in unverändertem Tempo fort zu pulsiren, verschwindet aber sodann. Das Körpervolumen reducirt sich auf ca. $^1/_8$. Die Cilien bleiben bis zur Sporenbildung erhalten. Im Inhalt solcher Cysten, welcher schliesslich von der ursprünglichen Colpoda-Organisation gar nichts mehr erkennen lässt, bilden sich mehrere sehr kleine Sporen, welche nach dem Aus-

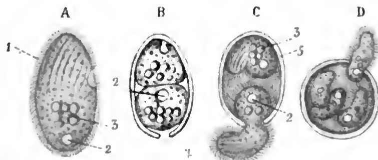


Fig. 101. **Theilungscysten von Colpoda cucullus** O. F. M., ca. $^{450}/_1$ nach RHUMBLER 1888. *A* Bildung der Cystenwand, die anfänglich gelatinös (*1*) ist. Das Thier rotirt um seine Körperlängsaxe, die pulsirende Vacuole (*2*) bleibt dadurch an einer und derselben Stelle und bewirkt durch ihre Expulsionen die Bildung einer Oeffnung in der ausgeschiedenen Cystenwand. *B* Eine ovale zweitheilige Cyste. *C*, *D* Ausschlüpfen der Sprösslinge aus einer zweitheiligen (*C*) und einer viertheiligen Cyste (*D*). *1* Gelatinöse Masse, welche zur Cystenwand erhärtet, *2* pulsirende Vacuole, *3* Nahrungsballen, *4* Oeffnung in der Wand der Theilungscyste *5*.

treten des Inhaltes aus der Sporocyste zunächst anwachsen und zu selbständigen, vierkernigen amöboiden Keimen mit je ein oder zwei pulsirenden Vacuolen werden. Eines der Lobopodien kann sich zu einem langen, flagellenartig schwingenden Pseudopodium verlängern. Die Keime werden schliesslich einkernig und verwandeln sich zu jungen Colpoda-Individuen.

Die verschiedenen Cysten können sich unter besonderen Umständen in der Weise ineinander verwandeln, dass eine Theilungscyste zu einer Dauercyste oder Sporocyste und eine Dauercyste zu einer Sporocyste wird. Die Sporocysten hingegen können sich nicht in andere Cystenformen verwandeln.

B. Permanente protective Organellen.

a) Schalen, Skelete, Hüllen, Gehäuse, Stiele.

I. Lobosa. Die eine Ordnung dieser Unterklasse, die der Thekamöben, ist durch den Besitz einer vom Plasma abgesonderten, verschieden gestalteten Schale von chitiniger Beschaffenheit ausgezeichnet, die eine grössere Oeffnung hat, durch welche die Lobopodien hervortreten. Bei Difflugia und einigen Verwandten werden wie Nahrung aufgenommene Fremdkörperchen nach aussen so abgelagert,

dass sie zusammen ein Gehäuse bilden, an dem die Fremdkörperchen die Hauptmasse, das vom Plasma abgesonderte chitinige Secret nur das Cement bildet:

Nicht selten kommen bei Thekamöben Zwillingsschalen und Doppelschalen vor, über deren Bedeutung RHUMBLER (1898) Folgendes ermittelt hat. Bei den Zwillingsschalen sind zwei Schalen bloss äusserlich zusammengekittet, und jede besitzt ihren eigenen abgeschlossenen Hohlraum. Noch immer hat man, wenn man die Thiere lebend auffand, constatiren können, dass nur die eine der beiden Schalen bewohnt war. Die andere ist eben weiter nichts als ein übergrosser Baustein, der als Baumaterial verwendet wurde.

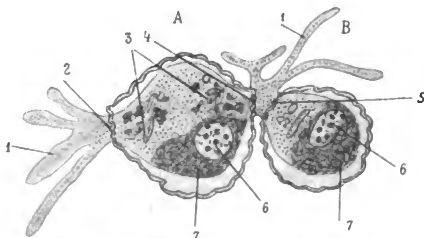


Fig. 102. **Difflugia lobostoma** LEIDY. Ein Doppelthier *A* und einfaches Individuum *B* in plastogamischer Verbindung. *1* Lobopodien, *2* und *4* die beiden Oeffnungen der Doppelschale, *3* Nahrungskörper, *4* siehe *2*, *5* die Oeffnung der einfachen Schale, *6* Kern, *7* perinucleäres Protoplasma. Das Präparat ist im optischen Durchschnitt dargestellt. Nach RHUMBLER 1898.

Doppelschalen kommen dadurch zu Stande, dass 2 Schalen so miteinander verschmelzen, dass sie einen gemeinsamen, einheitlichen Hohlraum umschliessen, der in der Regel 2 Mündungen hat (Fig. 102 *A*). Die Doppelschalen sind immer grösser als die einfachen. Am lebenden Thier constatirt man, dass kein Widerstreit in den Bewegungstendenzen der Lobopodien herrscht, dass sich letztere vielmehr verhalten, wie wenn sie einem einfachen Thier angehörten. Derartige Doppelthiere haben nur einen Kern, sie sind wohl sicher das Resultat einer dauernden karyogamischen Verschmelzung (siehe diesen Abschnitt) von zwei ursprünglich getrennten Individuen.

II. Foraminifera. Alle Foraminiferen sind beschalt.

Das Material, aus dem die Schale besteht, ist ein vierfach verschiedenes. Im einfachsten und vielleicht auch ursprünglichsten Falle ist die zarte, biegsame Schale eine Cuticularbildung von chitinähnlicher Beschaffenheit (Beispiel: Gromia, Fig. 5, p. 9). Bei den Arenacea verkleben harte Fremdkörperchen mit der äusseren Oberfläche einer chitinigen Schale, oder es dient das chitinige Secret nur zur Verkittung solcher Fremdkörperchen. Selten sind Kieselschalen (Beispiel: Euglypha).

Die zierliche, ovoide, hexagonal gefelderte Schale von Euglypha, die am spitzen Pole eine grössere Oeffnung hat, besteht aus vom Plasma selbst abgesonderten Kieselplättchen, die durch ein chitiniges Secret verkittet sind (Fig. 178).

Bei der überwiegend grossen Mehrzahl der Foraminiferen aber verkalkt die Cuticularschale derart, dass das organische chitinige Substrat gegenüber dem ebenfalls vom Cytoplasma gebildeten Calciumcarbonat zurücktritt.

Oeffnungen der Schale. Bei allen Foraminiferen besitzt die Schale Oeffnungen, aus denen Theile des Cytoplasmas, speciell die Pseudopodien, hervortreten.

Bei den sogenannten Imperforata besitzt die Schale oder jede Schalenkammer eine einzige grosse Oeffnung. Bei den Perforata ist die Schalenwand von zahlreichen Porenkanälen durchsetzt; daneben kann aber an der Schale oder jeder Schalenkammer noch eine grössere Hauptöffnung fortbestehen.

Es können aber auch bei einem und demselben Thier beide Typen nebeneinander bestehen, so ist die Embryonalkammer von Peneroplis pertusus Forsk., die zu den sonst durchweg imperforirten Milioliden gehört, sehr fein perforirt, während die Wände aller übrigen Kammern keine durchgehenden Poren aufweisen. Andererseits giebt es perforate Formen, deren Embryonalkammer und darauf folgende Erstlingskammern gänzlich imperforirt sein können. Vgl. besonders Rhumbler (1897).

Kammerung der Schalen. Sowohl unter den Imperforata als unter den Perforata giebt es einkammerige und vielkammerige Schalen: Monothalamia und Polythalamia. Die mehrkammerigen Schalen entstehen ontogenetisch aus einkammerigen und sind wohl auch phylogenetisch von solchen abzuleiten. Die Polythalamia sind in der That in der frühesten Jugend einkammerig. Wenn der Zellenleib wächst, so tritt dann ein Theil des Cytoplasmas aus der alten Kammer hervor und bildet eine zweite, an die erste angefügte grössere Kammer. Dabei bleibt aber doch Cytoplasma in der alten Kammer zurück. Die Wiederholung dieses Vorganges erzeugt vielkammerige Formen. Bei denjenigen Foraminiferen (und es gehören dazu ja auch viele Perforata), bei denen die Schale eine Hauptöffnung besitzt, bleibt jeweilen die neue Kammer mit der alten durch diese Oeffnung in Communication.

Wenn nun auch im Allgemeinen durchaus nicht daran gezweifelt werden kann, dass die mehrkammerigen Formen erdgeschichtlich (phylogenetisch) und entwickelungsgeschichtlich (ontogenetisch) von einkammerigen abstammen, so mag es doch Ausnahmen von dieser Regel geben. Es ist möglich (Neumayr 1889), dass die einkammerigen Lagenen von mehrkammerigen Nodosarien phylogenetisch abstammen und sich ontogenetisch aus ihnen entwickeln. Rhumbler (1895) stellt sich vor, dass sich die Nodosinellen (Stammgruppe der Nodosarien) aus ursprünglich ungekammerten Sandröhren dadurch entwickelt haben, dass diese ungekammerten Sandröhren ein periodisches Wachsthum annahmen und dabei die Zuwachssegmente zu Kammern aufbauschten. Er nimmt ferner an, dass die Lageninen dadurch aus Nodosarien entstanden, dass

die neugebildeten Kammern „ursprünglich vielleicht durch rein äussere Gewalten, später durch selbstthätige Handlung des Schalenträgers von der Mutterschale losgetrennt wurden". Sehr plausibel macht er das durch Herbeiziehung der sogenannten entosolenen Lagenen. Es sind dies Formen, deren Kammerhals, anstatt, wie in der Regel, von der Kammeroberfläche nach aussen hervorzuragen, von hier aus sich nach dem Innenraum der Kammer einstülpt und weit ins Innere vordringt. Bei gewissen Nodosarien entsteht die Kammerreihe in der Weise, dass sich je eine neue Kammer über dem Halse der nächstälteren, welche zugleich ihre Mutterkammer ist, anlegt. Die entosolenen Lagenen wären nun abgeschnürte Einzelkammern derartiger Nodosarien, ihr eingestülpter

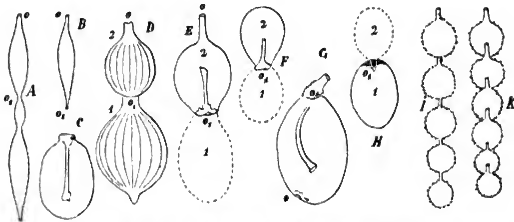


Fig. 103. *C, E, F, G, H* **Lagena globosa** Walter und Jakob, nach Brady 1884. *C* Entosolene Form, *E, G* distome entosolene Form, *F* monostome entosolene Form, *H* monostome asolene Form. In *E* und *F* ist die wahrscheinliche Lage der Mutterkammer, in *H* diejenige der Tochterkammer durch gestrichelte Linien eingezeichnet worden. *A* und *B* **Lagena vulgaris** var. **distoma-polita** Park. und Rup. Jones, nach Rymer Jones 1875. Durch Bruch von *A* ist jedenfalls *B* hervorgegangen. *D* Eine **Lagena** spec., welche vor ihrer Mündung ein kleineres Exemplar angeheftet trägt. Nach Alcock 1868. *I* **Nodosaria hispida** var. **sublineata** Brady und *K* **Nodosaria hispida** Brady. *K* aus *I* dadurch entstanden, dass sich die späteren Kammern über die Hälse der früheren hinübergelagert haben. In allen Figuren bedeutet *1* Mutterschale, *2* Tochterschale, *o* ursprüngliche Schalenmündung, o_1 secundäre Schalenöffnung, durch Trennung der Tochterschale von der Mutterschale entstanden. *A—K* im Wesentlichen nach einer Zusammenstellung von Rhumbler, 1895.

Kammerhals wäre in Wirklichkeit der hervorragende Kammerhals der Mutterkammer, von dieser abgelöst, während die vordere Oeffnung allmählich rückgebildet wurde. Besondere Bedeutung gewinnen bei dieser Auffassung die mit 2 gegenüberliegenden Kammeröffnungen versehenen Lagenen, die sogenannten distomen Formen. Weiteres ist aus den Abbildungen (Fig. 103 *A—K*) ersichtlich.

Die Entscheidung liegt bei der directen Untersuchung der Fortpflanzung der Nodosarien und Lagenen.

In der Art der Aneinanderreihung der einzelnen Kammern herrscht grosse Mannigfaltigkeit. Haeckel unterscheidet 4 Hauptformen, die er folgendermaassen charakterisirt:

„1) Nodosal-Typus: die Axe der einfachen serialen Kammerfolge ist eine gerade (oder schwach gebogene) Linie.

2) Planospiral-Typus (Nautiloid-Schale): die Axe der Kammerreihe ist in einer Ebene spiralig aufgerollt; diese Ebene ist

die Medianebene des Nautilus-ähnlichen Gehäuses, welche dasselbe in zwei symmetrisch gleiche Antimeren (Hälften) theilt.

3) Turbospiral-Typus: die Axe der Kammerkette steigt nach Art einer Wendeltreppe oder Schraube empor, so dass die Windungen der asymmetrischen Schale nur auf einer Seite derselben sichtbar sind. Es giebt Formen mit rechts- und solche mit linksgewundenen Schalen.

4) Acerval-Typus: die Kammern sind ohne bestimmte Ordnung aneinander gereiht, so dass eine constante Axe an der irregulären Schale überhaupt nicht zu unterscheiden ist.

Im Uebrigen sei auf die systematische Uebersicht verwiesen.

Es herrscht ein grosser Formenreichthum, und die Schale kann sowohl einen hohen Grad von Complication wie eine beträchtliche Grösse erreichen. Die höchstentwickelten Foraminiferen sind die Nummuliten, die ihre Blüthezeit im Eocän hatten und seither sowohl an Artenzahl, wie in der Häufigkeit des Vorkommens sehr stark zurückgegangen sind. (Lebend wenige kleine Arten, Fig. 17, p. 14.) Im Eocän traten zahlreiche Arten in massenhafter Individuenzahl auf und konnten Kalkfelsen von der Mächtigkeit von vielen hundert Fuss bilden (Nummulitenkalk). Die Nummuliten sind nach dem Planospiral-Typus gebaut. Ihre Schale ist ausserordentlich porös, und alle Kalkwände bestehen aus 2 Lamellen. Man stelle sich eine ungekammerte Nautiloidschale vor mit einfacher Wand und denke sich diese Schale von ebenfalls nautiloid sich aneinander reihenden Kammern mit eigener Wand erfüllt, wobei die Wände der aufeinander folgenden Kammern aneinander stossen (so die doppelten Septen bildend) und die Aussenwand sich an die Wand der gemeinsamen Nautiloidschale anschmiegt. Jede Scheidewand ist an ihrem inneren Rande von einer schmalen Spaltöffnung durchbrochen. Durch diese Oeffnungen communiciren alle Kammern miteinander. Zwischen den beiden aneinander liegenden Schalenlamellen (besonders der Septen) befindet sich ein complicirtes verästeltes Kanalsystem. Die Schale ist bald scheibenförmig, bald hat sie die Gestalt einer biconvexen Linse, die sich sogar der Kugelform nähern kann. Sie kann einen Durchmesser von über 5 cm erreichen. Die Kammern nehmen (vom Centrum bis zur letzten Kammer) nur äusserst langsam an Grösse zu; auf einen Umgang kommen sehr viele Kammern, deren Zahl per Umgang von den äusseren Umgängen gegen das Centrum zu stetig abnimmt. Die Schale kann sehr viele Umgänge (40 und mehr) aufweisen und dann aus vielen Hunderten von Kammern bestehen.

Wir wollen in diesem Abschnitt nicht unterlassen, die merkwürdigen Beziehungen zu erörtern, die zwischen den Schalen der Gattungen Globigerina und Orbulina bestehen (Fig. 104). Die Arten dieser Gattungen gehören zu den häufigsten fossilen und recenten.

Globigerina ist eine perforate vielkammerige Foraminifere, die aus kugligen, kalkwandigen Kammern besteht, die in einer undeutlichen Spirale so angeordnet sind, dass in der Axe der Spirale eine Art Nabelhöhle ausgespart bleibt. Die Mündungen der Kammern sind nicht so angeordnet, dass sie die aufeinander folgenden Kammern miteinander in Verbindung setzen, sondern sie öffnen sich alle in die gemeinsame Nabelhöhle. Fehlt diese letztere, so öffnet sich doch die letzte, sehr grosse Kammer mit ihrer Mündung direct nach aussen. Bei den pelagischen Formen trägt die Schale meist lange, weit vorragende, borstenförmige Kalk-

stacheln, die durch Vermehrung des Reibungswiderstandes das Schweben im Wasser erleichtern. Der Boden der Oceane besteht in ausgedehnten Bezirken fast ausschliesslich aus Globigerinenschalen (Globigerinenschlamm).

Orbulina ist eine perforate Form, die mit Globigerina in keiner Weise verwandt zu sein scheint. Sie besitzt eine kuglige, einkammerige Kalkschale, deren Wand von zwei Arten von Poren, kleineren und grösseren, durchsetzt ist.

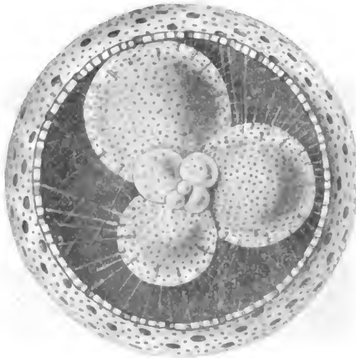


Fig. 104. **Orbulina.** Aus der kugligen Endkammer mit ihren 2 Arten von Poren ist ein schalenförmiges Stück herausgeschnitten worden, so dass man im Innern die vorangängigen, globigerinenartig angeordneten Kammern sieht, deren Stacheln sich an der Innenfläche der Endkammer befestigen. Die äusseren Stacheln der Endkammer sind nicht dargestellt. Schematische Originalfigur.

Nun weiss man schon lange, dass, im Inneren der Orbulinen eingeschlossen, sehr häufig globigerinenähnliche Schalen angetroffen werden. Aber erst RHUMBLER (1894) hat den Nachweis geführt, dass die Orbulinen die grösste Zeit ihres Lebens durchaus nach Art der Globigerinen gebaut sind (dünnschalige, früher zu Globigerina bulloides D'ORBIGNY gerechnete Formen), dass sie sich dann aber, wenn sie eine gewisse Grösse erreicht und 12—15 Kammern gebildet haben, mit einer kugligen Endkammer umkleiden, welche nichts anderes ist als die Orbulinaschale. Die ursprünglichen Globigerinakammern können früher oder später aufgelöst werden, bei gewissen Arten erhalten sie sich sehr lange oder werden überhaupt nicht aufgelöst. Die eingeschlossenen Globigerinenkammern sind, wenigstens anfänglich, durch ihre Kalkborsten an der Innenfläche der Orbulinaschale befestigt. Es kann auch vorkommen, dass die Orbulina einen Theil der Wandung einer Globigerinakammer als Stück der eigenen Schalenwandung benutzt und forterhält.

Unter biformen Schalen versteht man solche, die am Primordialende anders aufgewunden sind oder eine andere Kammeranordnung besitzen als am Wachsthumsende. Beispiele: Trochammina etc. Für diese Formen hat RHUMBLER (1897) den Satz begründet, es sei ausnahmslose Regel, dass das Primordialende mit Bezug auf die Art der Aufwindung oder auf die Kammeranordnung eine phylogenetisch höhere

Ausbildung aufweise als das Wachsthumsende, also umgekehrt, wie es sonst bei wachsenden und sich entwickelnden Thieren zu sein pflegt. Unter „phylogenetisch höher" ist dabei etwas verstanden, was paläontologisch später auftritt. „Wenn z. B. eine Mikrosphäre (es giebt bei gewissen dimorphen Foraminiferenarten mikro- und makrosphärische Formen — der Name bezieht sich auf die Grösse der Embryonalkammer) einer zu den Miliolinen gehörigen Biloculina am Primordialende ihre Erstlingskammern mit 5 Kammern, dann im weiteren Verlaufe der Schalenbildung mit 3 Kammern und schliesslich am Wachsthumsende der Schale die voraufgegangenen Kammern bloss noch mit 2 Endkammern umhüllt so copirt sie in dieser Constructionsfolge nacheinauder die Baupläne von Quinqueloculina, dann von Triloculina, um

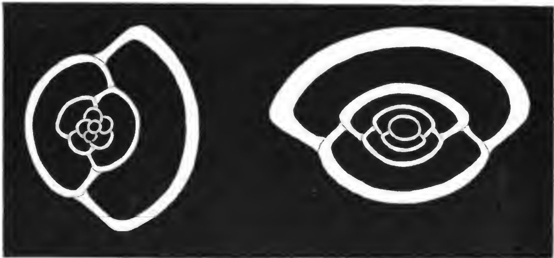


Fig. 105. **Biloculina.** Schnitte durch eine mikro- und durch eine makrosphärische Form; nach Figuren von SCHLUMBERGER.

dann erst durch zweikammerige Einhüllung den eigentlichen Biloculina-Charakter zur Ausbildung zu bringen (Fig. 105)." Die Reihenfolge des paläontologischen Auftretens ist nun die umgekehrte: Biloculina im Trias, Triloculina im Jura und Quinqueloculina erst in der Kreide. Für eiuen Erklärungsversuch dieser ontogenetischen Umkehrung der phylogenetischen Reihe muss ich auf die Originalarbeit RHUMBLER's verweisen.

Es erschien bis vor kurzem fast aussichtslos, den Versuch zu machen, die Bedeutung (den Nutzen für das Thier) der verschiedenartigen, so mannichfaltigen Schalenformen, der Art der Anordnung und Verbindung ihrer Kammern, der Beschaffenheit im Allgemeinen und der Sculptur im Besonderen ihrer Wandungen zu ergründen. Um so grössere Beachtung verdient deshalb der von RHUMBLER (1897) mit grosser Ueberlegung versuchte Nachweis, „dass alle während der Stammesgeschichte (an der Schale der Foraminiferen) auftauchenden Neubildungen durchaus zweckmässige sind, einerlei ob sie am Primordial- oder ob am Wachsthumsende oder ob sie an einer anderen Stelle der Schale auftreten". Für das Nähere muss wiederum auf die Originalarbeit verwiesen werden.

III. Heliozoa. Der Körper kann nackt sein [Beispiele: Actinophrys (Fig. 18, p. 14), Actinosphaerium (Fig. 19, p. 14)] oder sich durch dauernde protective Organellen schützen. Diese sind fast immer aus (vom Cytoplasma selbst ausgeschiedenen) Kieselstückchen von verschiedener Gestalt und Anordnung gebildet. Sie liegen meist isolirt an der Oberfläche des Körpers (Beispiel: Acanthocystis Fig. 99, p. 86, wo radiäre Kieselnadeln von der Oberfläche ausstrahlen und noch tangential gelagerte Kieselspicula hinzukommen können). Bei Clathrulina dagegen kommt eine kieslige Gitterschale von kugliger Gestalt zur Ausbildung (Annäherung an die Radiolarien). Auch Gallerthüllen finden sich bei einzelnen Arten.

Der Körper von Actinolophus und Clathrulina wird von einem an der Unterlage befestigten, röhrenförmigen Stiele getragen.

IV. Radiolaria. Hier kommen in Betracht 1) die harten Skeletbildungen und 2) die Kapselmembran.

1) Die Skeletbildungen. Nur wenige Formen von Radiolarien sind skeletlos, und zwar finden sich solche nackte Arten in den 3 Ordnungen der Spumellaria, Nassellaria und Phaeodaria, niemals bei den Acantharia.

Unter den Spumellarien sind die Colloidea [Beispiele: Thalassicolla (Fig. 20, p. 15), Collozoum (Fig. 22, p. 16)], unter den Nassellaria die Nassoideen (Beispiel: Nassella), unter den Phäodarien die Phäodiniden (Beispiel: Phaeocolla) skeletlos.

Die überwiegend grosse Mehrzahl der Radiolarien zeigt Skelete, die an Mannichfaltigkeit, Complication und Zierlichkeit selbst die Schalen der Foraminiferen weit übertreffen.

Material der Skelete. Die Skelete der Spumellaria und Nassellaria bestehen aus reiner Kieselerde, diejenigen der Phäodarien aus einem organischen Silicat, diejenigen der Acantharien aus Acanthin, einer organischen, chitinähnlichen Substanz.

Form der Skelete. Bezüglich der Form (und auch der Art der Entstehung) des Skeletes stehen die Acantharien allen übrigen Radiolarien in wichtigen Punkten scharf gegenüber.

Das Skelet der Acantharia besteht aus Radialstacheln, die im Mittelpunkt des Körpers (im Centrum der Centralkapsel) zusammenstossen und die vom Centrum aus centrifugal vom Plasma gebildet werden. Bei wenigen niederen Formen (Actinelliden) ist die Zahl und Anordnung dieser Radialstacheln unbestimmt, gewöhnlich eine grosse. Bei dem grossen Gewalthaufen der Acantharia aber finden sich constant 20 Radialstacheln, die nach einem ganz bestimmten (dem sogenannten Müller'schen) Gesetz angeordnet sind. Die Austrittsstellen der 20 Radialstacheln sind nämlich zu je 4 in 5 parallelen Kreisen an der Kugeloberfläche des Radiolars angeordnet, 4 im äquatorialen Kreis, je 4 in den beiden Tropen-

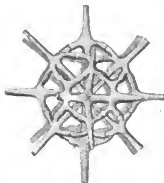


Fig. 106. **Phractaspis prototypus** Haeckel, nach Haeckel 1887. Skelet. Durchmesser der Schale 0,1 mm.

kreisen und je 4 in den beiden Polarkreisen. Die Kreise stehen voneinander in demselben Abstande, wie die Polarkreise von ihrem respectiven Pole. In den aufeinander folgenden Kreisen sind die 4 Stacheln alternirend gestellt. (Vergl. Fig. 106 u. Fig. 136, p. 126.)

Das Skelet complicirt sich im Einzelnen in sehr verschiedener Weise, immer aber bleiben die Stacheln nach dem MÜLLER'schen Gesetz angeordnet. Die 20 Stacheln können sich um die Centralkapsel herum mit tangential gestellten Dornen bewaffnen; diese Dornen können sich verästeln, anastomosiren und mit denen der benachbarten Radialstacheln derart in Verbindung treten, dass um die Centralkapsel eine Gitterschale zu Stande kommt. Ausserhalb dieser (inneren) Gitterschale kann sich in ähnlicher Weise eine zweite (äussere) bilden. Die Stacheln werden dann zu radiären Pfeilern, welche die Gitterschalen tragen. Bestimmte Stacheln können dicker und länger als die übrigen werden etc. etc.

Das Skelet der übrigen Radiolarien. Im einfachsten Falle erzeugt das Sarcodictyum (Protoplasmanetz) an der Oberfläche des Calymma (Gallerthülle) isolirte tangentiale Kieselnadeln (Fig. 21, p. 16). Wenn diese Kieselnadeln miteinander in Verbindung treten, entsteht eine Gitterschale. An dieser Gitterschale können nach aussen gerichtete radiäre Stachelfortsätze auftreten.

Ausserhalb des alten Calymma kann sich ein neues, mit einem neuen Sarcodictyum, bilden, und dieses letztere kann eine zweite (äussere) Gitterschale bilden, die mit der ersten (inneren) durch die radiären Stachelfortsätze verbunden ist. Der gleiche Vorgang kann sich noch weiter wiederholen, so dass mehrere ineinander geschachtelte und miteinander durch radiale Strebepfeiler verbundene Gitterkugeln zu Stande kommen. Wenn die Centralkapsel dabei wächst, so kann sie über die erste, innerste Gitterschale (die Markschale) allseitig hinauswachsen, so dass diese letztere dann in der Centralkapsel eingeschlossen liegt.

Im Gegensatz zu den Acantharien vereinigen sich die Radialstacheln bei den übrigen Radiolarien nicht im Centrum, sie sind Fortsatzbildungen nach aussen der innersten Gitterschale.

Wir müssen darauf verzichten, auch nur eine allgemeine Uebersicht über die ausserordentlich mannichfaltigen Skeletbildungen innerhalb der grossen Ordnungen der Spumellarien, Nassellarien und Phäodarien zu geben. Die Kugelgestalt macht sehr verschiedenen Grundformen Platz. Es gelangen ellipsoidische, scheibenförmige, linsenförmige, eiförmige, helmförmige, zweiklappige etc. Gitterschalen zur Ausbildung mit sehr verschiedenartiger Sculptur, Ornamentik und Bewaffnung. Wir verweisen den Leser besonders auf die grossen, mit wundervollen Tafeln geschmückten Radiolarien-Monographien von ERNST HAECKEL und auf die Beschreibung eines der complicirtesten Radiolarienskelete bei der monographischen Behandlung von Coelospathis ancorata p. 47—55.

2) Die Kapselmembran. Wir wissen, dass bei den Radiolarien das Protoplasma durch eine ursprünglich kugelschalenförmige „Kapselmembran" in einen extracapsulären und einen intracapsulären Theil gesondert ist. Obschon diese dünne, elastische Membran, die aus einem chitinähnlichen Stoffe besteht, jedenfalls nur geringe pro-

tective Bedeutung hat, da das harte Skelet in Verbindung mit dem Calymma die schützende Rolle übernimmt, wollen wir sie doch hier behandeln. Zur Zeit der Fortpflanzung der Radiolarien fungirt sie als Cyste.

Das intracapsuläre Protoplasma steht bei allen Radiolarien durch die Kapselmembran hindurch mit dem extracapsulären in Verbindung. Zu diesem Behufe existiren ähnliche Einrichtungen wie bei den Foraminiferen. Bei den Spumellarien und Acantharien ist die Kapselmembran (ähnlich wie die Schale der Perforata) von zahlreichen feinen Poren durchlöchert, bei den Nassellarien und Phäodarien hingegen hat sie eine einzige Hauptöffnung (das Osculum), ähnlich der grösseren Schalenöffnung der Imperforata.

Bei den Spumellarien ist die Kapselmembran gleichmässig auf der ganzen Fläche von zahllosen feinen Poren durchsetzt.

Die zahlreichen feinen Poren der Kapselmembran der Acantharien hingegen sind nicht gleichmässig zerstreut, sondern „zu Reihen angeordnet, die untereinander zu polygonalen Feldern verbunden sind" oder sonst eine bestimmte Anordnung und Vertheilung zeigen.

Die einzige grosse Hauptöffnung (das Osculum) der Centralkapsel der Nassellaria, die am basalen Pole ihrer Hauptaxe liegt, ist „durch einen kreisrunden Siebdeckel geschlossen. Dieser Siebdeckel erscheint, von der Fläche betrachtet, als ein scharf umschriebenes Porenfeld und bildet die horizontale Basis eines eigenthümlichen Kegels, der vertical in das Innere der Kapsel vorspringt und als Fadenkegel (Podoconus) bezeichnet wird" (Fig. 24, p. 17). Ueber den feineren und feinsten Bau, wie über die Bedeutung dieses ganzen Apparates herrschen noch verschiedene Ansichten.

Die Kapselmembran der Phäodarien besteht aus 2 Lamellen. Ihre am basalen Pole der Hauptaxe gelegene Hauptöffnung ist von einem nicht porösen Deckel verschlossen, der sich nach aussen zu einer rüsselförmigen Röhre (Proboscis) verlängert (Fig. 76, p. 50). Dieses „Operculum ist von strahligen Rippen durchzogen, welche von der Basis seiner centralen röhrenförmigen Mündung ausgehen. Dieser Rüssel ist cylindrisch, an der Basis oft conisch, an beiden Enden mit kreisrunder Oeffnung". Neben der Hauptöffnung können noch 2, seltener mehr Nebenöffnungen vorkommen. (Vgl. die Beschreibung der Kapselmembran von Coelospathis ancorata in der monographischen Darstellung dieser Form p. 47—55.)

V, VI und VII. Flagellata, Ciliata, Suctoria. Bei vielen Formen dieser 3 Klassen treten protective Organellen in Form von Hüllen oder Gehäusen auf. Der fundamentale Unterschied zwischen diesen Gebilden und den Membranen oder Pelliculae scheint nach dem gegenwärtigen, noch nicht befriedigenden, Stand der Forschung darin zu bestehen, dass die Membranen Umwandlungsproducte des Exoplasmas sind und bei der Fortpflanzung durch Theilung diese Theilung mitmachen, während die Hüllen und Gehäuse — gewöhnlich von derberer Beschaffenheit — Absonderungsproducte des Protoplasmas nach aussen, nach Art der Cuticularbildungen, sind. Den Theilungsprocess des Zellleibes, den sie umschliessen, machen sie nicht mit.

Besonders häufig sind Hüllen und vor allem Gehäuse bei den zahlreichen festsitzenden, eines vermehrten Schutzes bedürftigen Flagellaten, Ciliaten und Suctorien. Doch giebt es auch ziemlich viele festsitzende Formen ohne, und manche freie Formen mit solchen protectiven Organellen.

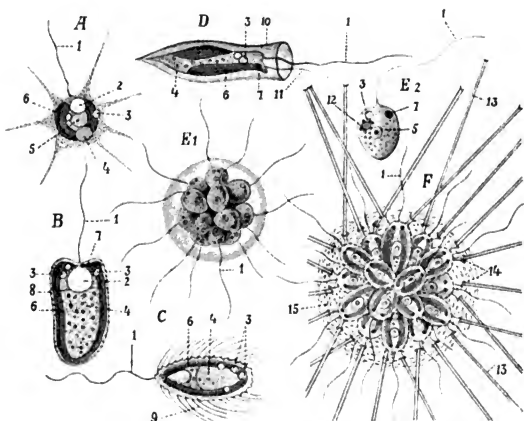


Fig. 107. **Verschiedene Vertreter von Phytoflagellaten.** *A* **Chrysamoeba radians** Klebs. *B* **Microglena punctifera** Ehrenb. *C* **Mallomonas ploesslii** Perty. *D* **Dinobryon sertularia** Ehrenb. Individuum der buschförmigen, freischwimmenden Colonie. *E* **Mastigosphaera gobii** Schewiakoff. *F* **Chrysosphaerella longispina** Lauterborn. *A, B, C, D* nach Klebs, 1892/93. *E* nach Schewiakoff, 1893. *F* nach Lauterborn, 1899.

Wir unterscheiden (siehe besonders Bütschli und Blochmann) die Hüllen von den Gehäusen. Die Hüllen werden vom Zellleib allseitig ausgeschieden, sie überziehen ohne grössere Unterbrechung den ganzen Körper, dessen oberflächlicher protoplasmatischer Schicht sie dicht anliegen. Die Fortsätze des Zellenleibes (Cilien, Geisseln) treten durch sie hindurch nach aussen vor, ferner sind sie an den Stellen durchbrochen, wo der Zellleib äussere Oeffnungen darbietet (z. B. am Cytostoma).

Die Gehäuse dürften in den meisten Fällen anfänglich nach Art der Hüllen abgesondert werden. Dann aber tritt zwischen dem abgesonderten Product und dem absondernden Zellleib ein Zwischenraum auf, der es dem letzteren gestattet, sich innerhalb der zum Gehäuse gewordenen Absonderung einer gewissen freien Bewegung zu erfreuen. Gehäuse haben immer mindestens eine grössere Oeffnung, die im Allgemeinen am Vorderende des Körpers liegt. Der — ungestörte — Körper tritt mit seinem Vorderende in diese Oeffnung

oder entsendet seine Fortsätze durch sie nach aussen. Beleidigt, vermag er sich meist gegen den Grund des Gehäuses zurückzuziehen.

Hüllen und Gehäuse können bei verschiedenen Gattungen und sogar bei verschiedenen Arten einer und derselben Gattung völlig unabhängig voneinander auftreten. Sie sind deshalb mehr von systematischer und biologischer, als von allgemein morphologischer Bedeutung.

A. Die Hüllen. Nach dem Material, aus dem sie bestehen, kann man 2 Hauptformen unterscheiden: Gallerthüllen und Cellulosehüllen. Doch ist unsere Kenntniss von der chemischen Beschaffenheit der Hüllen noch eine sehr lückenhafte und ungenügende.

a) Gallerthüllen sind bei einzellebenden Formen selten. Euflagellata (Monadina). Mastigamoeba verrucosa KENT. wird häufig in einer festsitzenden Gallerthülle angetroffen. Unter den Ciliaten kommt eine Gallerthülle gelegentlich oder dauernd bei Arten der Gattung Trachelophyllum und in sehr zarter Ausbildung bei Nassula elegans (Fig. 50, p. 29) vor (Holotricha).

Nicht viel häufiger sind Gallerthüllen bei coloniebildenden oder socialen Formen. Euflagellata. In der Familie der coloniebildenden Spongomonadinen ist Spongomonas dadurch ausgezeichnet, dass die zahlreichen (durch fortgesetzte Theilung entstandenen) Individuen in eine gemeinsame Gallertmasse eingebettet sind. Die Geisseln der zahlreichen Einzelthiere ragen aus der verschieden gestalteten, ansehnlich grossen, Gallertmasse frei vor.

Einen schönen Fall von Bildung von Gallerthüllen zeigt uns unter den Phytoflagellaten beispielsweise Mastigosphaera gobii (Fig. 107 E_1). Ferner sind Gallerthüllen für sämmtliche Volvociden charakteristisch.

Aehnlich verhält sich Protospongia unter den Choanoflagellaten (Fig. 38, p. 24).

b) Cellulosehüllen sind für die grosse Mehrzahl der Dinoflagellaten charakteristisch. Hier sondert der Körper einen dicht anliegenden, derben Cellulosepanzer ab, der aus bestimmt angeordneten, in verschiedener Weise verzierten, häufig von Poren durchsetzten Platten zusammengesetzt ist. Der Panzer ist häufig mit hornförmigen, oder stachelförmigen, oder flügelförmigen Fortsätzen bewaffnet (Ceratium, Ceratocorys, Citharistes u. s. w.) (Fig. 42, p. 25, Fig. 184, 185). Ueber die Ring- und Längsfurche im Panzer zur Aufnahme der Geisseln siehe den Abschnitt „motorische Organellen".

Nur bei Glenodinium ist der Panzer nicht aus Täfelchen zusammengesetzt, und Gymmodinium (Fig. 41, p. 25) hat überhaupt keine Hülle.

B. Gehäuse. Nach dem Materiale kann man Gallertgehäuse und häutige (chitinige) Gehäuse unterscheiden. Die Gehäuse können sich dadurch verstärken, dass sich Fremdkörper mit ihnen verkleben. Die jungen Gehäuse sind fast immer durchsichtig, farblos, mit zunehmendem Alter können sie verschiedentliche Färbungen annehmen.

a) Gallertgehäuse kommen bei einzellebenden Infusorien vor, doch selten. Unter den Heterotricha bildet Stentor roeseli EHRBG. im festsitzenden Zustande eine gallertige Wohnröhre (Fig. 108). Eine ähnliche cylindrische Röhre bilden die Arten der Gattung Tintinnidium. Der hintere Theil des Thieres ist stielförmig verlängert, und mit diesem Stiele ist das Thier in der Wohnröhre, die bei T. semiciliatum mit Fremd-

körperchen verstärkt ist, befestigt. Diese Gallertröhren sind selten befestigt, meist freischwimmend an der Wasseroberfläche. Eine Gallertröhre vermag unter den Hypotricha auch Stichotricha abzusondern.

Verbreiteter sind Gallertgehäuse unter den coloniebildenden Formen. Euflagellata. Bei Cladomonas findet sich eine dichotomisch verästelte Gallertröhre (Fig. 109). In dem frei vorragenden Ende der Röhrenäste wohnt je ein Einzelthierchen. Auch der überaus zierliche Röhrenbau von Rhipidodendron besteht aus dichotomisch verästelten Gallertröhren, die aber nicht isolirt bleiben, sondern, indem sie sich dichtgedrängt in einer Lage anordnen, miteinander zu einem Fächer verwachsen, der bei weiterem Wachsthum in einzelne Fächerlappen ausstrahlen kann. Die Röhren sind am freien Rande des Fächers offen und beherbergen hier je ein Einzelthierchen. Die Colonie wird von einem einzigen Thier

Fig. 108.

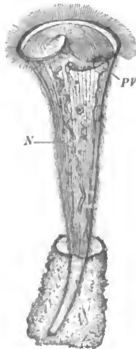


Fig. 109.

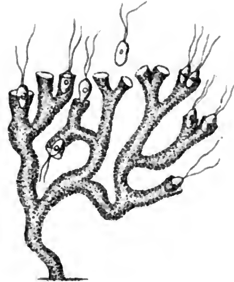


Fig. 108. **Stentor roeseli**, nach STEIN (aus CLAUS, Zoologie). *PV* pulsirende Vacuole, *N* Nucleus. Länge bis 1 mm.

Fig. 109. **Cladomonas fruticulosa** ST. Erwachsene Colonie. Endzweige der Gehäuseröhre z. Th. von den Flagellaten verlassen. Vergrösserung $^{325}/_{1}$, nach STEIN, 1878.

gegründet, das eine einfache Gallertröhre abscheidet. Das Thier pflanzt sich durch Theilung fort, und dabei setzen die Tochterindividuen jedes für sich die Röhrenbildung in der Weise fort, dass die Anfangsröhre in zwei aneinander liegende, miteinander verwachsende Tochterröhren sich theilt, so geht die Verästelung mit der Vermehrung der Thiere streng dichotomisch weiter. Das Colonialgehäuse von Phalansterium besteht aus Gallertröhren, die entweder rosettenförmig, an der Unterlage befestigt, angeordnet sind oder sich buschförmig von der Unterlage erheben. Ciliata Heterotricha. Bei der coloniebildenden Maryna socialis GRUBER besteht das Gehäuse ähnlich wie bei Cladomonas aus dichotomisch frei verästelten Gallertsträngen, in deren ausgehöhlten, offenen Enden die Einzelthierchen sitzen. Peritricha. Berühmt sind die in Seen und grösseren Teichen oder Sümpfen vorkommenden colonie-

bildenden Ophrydien, deren knollenförmige Colonien gelegentlich eine bedeutende Grösse (bis über 10 cm) erreichen und aus einer ausserordentlich grossen Zahl von Einzelindividuen bestehen. Diese Einzelindividuen sitzen an den Endzweigen eines allseitig reichverästelten, dünnen Stieles, der, wenigstens anfänglich, an einer Unterlage (Wasserpflanzen) befestigt ist (Fig. 110). Die ganze Colonie mit ihrem gemeinsamen überaus reich verästelten Stiel ist aber in eine gemeinsame Gallertmasse eingebettet, so dass nur an der Oberfläche zur Aufnahme der Individuen becherförmige Vertiefungen ausgespart bleiben. Häufig bilden sich im Innern der Gallerte Gasbläschen, was die Loslösung der Colonien herbeiführt. Sie steigen dann an die Oberfläche und werden flottirend angetroffen. Jede Colonie wird von einem Individuum gegründet, welches nach hinten einen einfachen Stiel und zu gleicher Zeit allseitig eine Gallerthülle absondert. Das Thier pflanzt sich durch Theilung fort, die beiden Tochterindividuen bilden wieder je einen Stiel und sondern Gallerte ab u. s. w. Benachbarte Colonien können miteinander verwachsen.

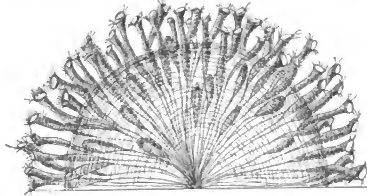


Fig. 110. **Ophrydium eichhorni** EHRBG. Mässig grosse, festsitzende Colonie mit völlig vorgestreckten Individuen. Vergrösserung $^{50}/_{1}$, nach S. KENT 1880—1882.

b) Häutige Gehäuse. Sie sind meist dünn, durchsichtig, ziemlich fest und bestehen aus einer chitinähnlichen Substanz. Sie kommen fast ausschliesslich bei festsitzenden Formen, und zwar sowohl bei einzellebenden als bei coloniebildenden, vor. Oft sitzen sie dünnen, fadenförmigen Stielen auf. Ihre Gestalt ist im Einzelnen sehr verschiedenartig, doch prädominiren die becherförmigen, schüsselförmigen, vasenförmigen, fingerhutförmigen und röhrenförmigen Gehäuse.

Im Folgenden sind einige Beispiele solcher gehäusetragender Formen angeführt.

Flagellata. Unterklasse Euflagellata. 1) Einzellebende Formen: Codonoeca, Bicosoeca, Ascoglena, Epipyxis, Chrysopyxis, Diplomita. 2) Coloniebildende Formen: Poteriodendron (die Stiele der jüngeren Individuen sind an der Innenwand der Gehäuse der älteren befestigt), Dinobryon (Fig. 34 *D*) (das stielförmig ausgezogene Hinterende des Gehäuses der jüngeren Individuen der freischwimmenden, buschförmigen Colonien am inneren Mündungsrand der Gehäuse der älteren Individuen befestigt), Bicosoeca socialis (Fig. 26, p. 18). Unterklasse Choanoflagellata. Einzellebend Salpingoeca. Cololoniebildend (ähnlich wie Poteriodendron) Polyoeca (Fig. 111).

Ciliata. Ordnung Heterotricha. Hier sind es besonders die marinen, pelagisch und einzeln lebenden Formen der Familie der Tintinnoinen, welche in häutigen Gehäusen leben: Tintinnus, Tintinnopsis (Fig. 53) (mit agglutinirten Fremdkörperchen), Codonella (ebenso), Dictyocysta. Ferner ist die elegante marine Gattung Folliculina durch ein röhren-

Fig. 111.

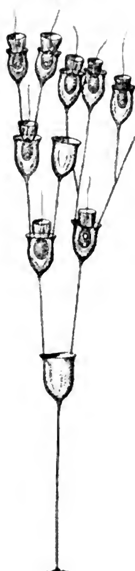


Fig. 112.

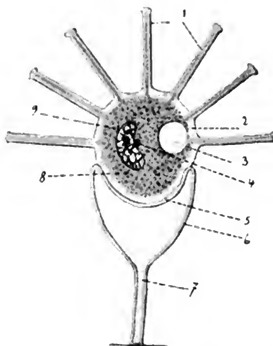


Fig. 111. **Polyoeca dichotoma** S. K. Vergrösserung ca. $^{1000}/_1$ nach SAVILLE KENT 1880—1882.

Fig. 112. **Schema eines Suctoriums.** *1* Saugröhrchen, Saugtentakel (sie sind in Wirklichkeit im Verhältniss zum Zellleib nie so dick), *2* Ektoplasma, *3* pulsirende Vacuole, *4* Mikronucleus, *5* vordere concave Wand des hohlen Gehäuses *6*, in welchem der Körper wie ein Ei in einem Eierbecher ruht, *7* hohler Stiel des Gehäuses, an der Unterlage befestigt, *8* Endoplasma, *9* Makronucleus.

förmiges Chitingehäuse ausgezeichnet, welches mit der Unterlage verkittet ist (Fig. 158). Bei dieser Gattung (und bei einigen Tintinnoinen) kommen besondere Einrichtungen zum Verschluss der Gehäusemündung vor.

Ordnung Peritricha. Hier finden sich ungestielte oder kurzgestielte, an der Unterlage befestigte Gehäuse bei den Arten der Gattungen Cothurnia, Cothurniopsis, Vaginicola und Lagenophrys (einzellebende Thiere). Es kommen auch hier besondere Einrichtungen zum Verschluss der Gehäuse vor.

Suctoria. Hier sind membranöse, gestielte oder ungestielte, stets befestigte Gehäuse sehr verbreitet. Die Wandung der becherförmigen Gehäuse ist hohl (Fig. 112), oder, mit anderen Worten, die Gehäuse haben eine doppelte Wand, eine äussere und eine innere. Die beiden sind durch einen Hohlraum getrennt und gehen am Rande des Bechers ineinander über (Fig. 112 *5*, *6*). Ungestielte Gehäuse finden sich bei Solenophrya, Urnula, Metacineta, gestielte bei Arten der Gattungen Tokophrya und Acineta.

C. Stielbildungen. Stiele sind bei den festsitzenden Formen unter den Flagellaten, Ciliaten und Suctorien sehr verbreitet, und zwar

sowohl bei nackten als bei beschalten oder in Gehäusen lebenden Formen, ferner bei einzellebenden wie bei coloniebildenden. Im letzteren Falle sind die Stiele meist dichotomisch verzweigt, und es sitzt am Ende eines jeden Endzweiges ein Individuum, seltener eine Gruppe von Individuen. Die Substanz der Stiele wird (fast immer am Hinterende des Körpers) in ähnlicher Weise abgeschieden, wie die Substanz der Hüllen und Gehäuse. Wo Hüllen und Gehäuse bei gestielten Formen vorhanden sind, setzt sich denn auch ihre Substanz direct in die Substanz des Stieles fort. Während die fadenförmigen Stiele der Flagellaten im Allgemeinen keine besondere Structur erkennen lassen, ist an den Stielen der Ciliata und Suctoria eine festere Rindenschicht von einer weicheren Markschicht mehr oder weniger deutlich gesondert. Bei gewissen Vorticelliden-Gattungen unter den Peritrichen kommen contractile Stiele vor, die unter der Rubrik „Bewegungsorganellen“ besonders besprochen werden.

Das Vorkommen und die Verbreitung von Stielen bei mit Gehäusen oder Hüllen ausgestatteten Formen sind gleichzeitig mit diesen Bildungen besprochen worden.

Ueber Stielbildungen bei nackten Formen wollen wir Folgendes nachtragen.

Unter den Flagellaten kommen nur die Euflagellaten und Choanoflagellaten in Betracht, bei den (freischwimmenden) Dino- und Cystoflagellaten finden sich Stielbildungen überhaupt nicht.

Einzellebende Formen mit einfachem befestigten Stiel, der entweder bloss das fadenförmig ausgezogene Hinterende des Körpers oder ein wirkliches Absonderungsproduct desselben ist, sind unter den Euflagellaten Oikomonas und Amphimonas, unter den Choanoflagellaten Monosiga. Bei den Heteromastigoden kann die Schleppgeissel gelegentlich zur Befestigung dienen und als Stiel functioniren.

Wenn Coloniebildung erfolgt, so verhalten sich die Stiele verschieden. In dem einen Falle bilden die durch Theilung des gestielten Stammindividuums entstehenden Tochterindividuen neue Stiele, und das geht so weiter, so dass grössere oder kleinere Colonien zu Stande kommen, die einen gewöhnlich regelmässig dichotomisch verästelten Stiel besitzen; am Ende eines jeden Endzweiges sitzt ein Individuum. Euflagellata: Dendromonas (reiche Colonie), Colaciumarten (kleine Colonien von wenigen Individuen).

Wenn die vom gestielten Stammindividuum durch successive Theilung entstehenden Abkömmlinge ihrerseits keine oder nur ganz kurze Stiele absondern, so entstehen Colonien, bei denen ein Haufen oder ein Büschel von Individuen dem Ende eines gemeinsamen Stieles aufsitzt. Beispiel: Codosiga unter den Choanoflagellaten. Die Einzelindividuen sind hier kurzgestielt.

Wenn aber bei der ersten oder noch bei der zweiten, dritten, vierten u. s. w. Theilung die Abkömmlinge des Stammindividuums zunächst noch Stiele bilden und erst bei späteren Theilungen die Stielbildung unterbleibt, so kommen Colonien zu Stande, wo an den Zweigenden eines verästelten Stieles Gruppen oder Haufen von Individuen sitzen. So unter den Euflagellaten bei Cephalothamnium, unter den Choanoflagellaten bei Codonocladium (Fig. 113; hier bestehen die einzelnen Gruppen aus wenigen Individuen). Derselbe Habitus kommt bei Anthophysa (Euflagellata) (Fig. 27, p. 19) dadurch zu Stande, dass eine kugelige Gruppe von

Individuen einen gemeinsamen Stiel absondert, dass dann die Gruppe als solche sich fortgesetzt theilt, wobei die Tochter-, Enkel- u. s. w.-Gruppen immer wieder gemeinsame (oder aus eng verbundenen Einzelstielen zusammengesetzte) Stiele bilden.

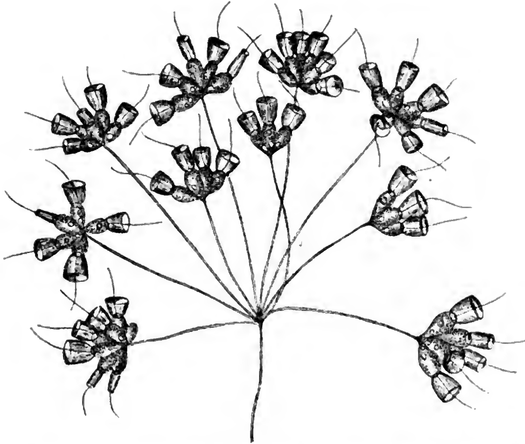


Fig. 113. **Codonocladium umbellatum** St. (**Codonosiga allioides** S. K.). Erwachsene Colonie (Vergrösserung $^{480}/_{1}$) nach SAVILLE-KENT 1880/82.

Was die Ciliata anbetrifft, so kommen Stiele nur in der Ordnung der Peritricha vor. Für diese fast ausschliesslich festsitzende Ordnung ist aber die Stielbildung sehr charakteristisch.

Von den gehäuse- oder hüllenlosen Formen sind einzellebend, mit einfachen, nicht contractilen Stielen, die Gattungen Rhabdostyla, Glossatella (Stiel sehr kurz) und Licnophora (idem). Coloniebildend mit dichotomisch verzweigten, nicht contractilen Stielen sind die Gattungen Epistylis, Campanella und Opercularia. Die contractilen Stiele der Gattungen Vorticella (einzellebend), Carchesium und Zoothamnium (coloniebildend) werden anderswo besprochen.

Suctoria. Stiele sind nicht nur bei den mit Gehäuse versehenen Formen (Fig. 112), sondern auch bei den nackten sehr verbreitet, so in den Gattungen Podophrya, Ephelota (Fig. 60, p. 34), Tokophrya und Ophryodendron. Bei Arten der Gattung Tokophrya ist der Stiel kurz und dick. Die chitinige Platte mit der Dendrocometes der Unterlage (Kiemenblättchen von Gammarus) aufsitzt, lässt sich recht wohl als ein sehr kurzer Stiel auffassen. Da alle Suctorien einzellebend sind, so sind dementsprechend die Stiele in dieser Klasse immer einfach.

b) Trichocysten, Trichiten, Nematocysten.

Trichocysten sind kleine, stäbchenförmige, glänzende, im Corticalplasma in grosser Zahl vorkommende und zu einer besonderen „Trichocystenschicht“ angeordnete Körperchen, die auf Reize hin plötzlich zu langen Fäden explodiren, wobei sie entweder aus dem Körper herausgeworfen werden oder noch mit einem Ende in ihm stecken bleiben. Man betrachtet sie als Schutzwaffen. Sie sind besonders bei den holotrichen Infusorien (vergl. p. 59) (doch nicht bei allen) verbreitet, kommen dagegen in anderen Abtheilungen nur ganz vereinzelt vor, so unter den Heterotrichen in der Gattung Strombidium, unter den Euflagellaten bei Gonyostomum semen Ehrbg. Unter den Suctoria ist Ophryodendron abietinum durch den Besitz von Trichocysten ausgezeichnet.

Trichiten. Bei gewissen räuberischen holotrischen Infusorien finden sich — vorwiegend in der Mundgegend — nadelförmige Plasmaeinschlüsse, die, als Trichiten bezeichnet, die Rolle von offensiven oder aggressiven Organellen spielen (Fig. 114). Ausgeschleudert — wobei ihre Gestalt und ihre Dimensionen unverändert bleiben — lähmen sie die Beute. Wenn z. B. Trachelophyllum apiculatum „ein anderes Infusorium, wie z. B. Euplotes charon, angreift, so sieht man, wie dieses noch einige krampfhaft zitternde Bewegungen mit den Cirren ausführt und dann ganz bewegungslos allmählich hinabgewürgt wird“ (Blochmann, 1895).

Unter den Dinoflagellaten kommt bei Podolampas nach Schütt stets an derselben Körperstelle ein Bündel dicht aneinander gelagerter, sehr feiner Fäden vor (Fig. 147 *A*). Bei Reizen lösen sich einzelne Fäden vom Bündel los und werden durch Poren der Körperhülle nach aussen hervorgeschleudert. Bei Peridinium catenatum constatirte Levander das Vorkommen ausschnellbarer Fäden an der ganzen Körperoberfläche.

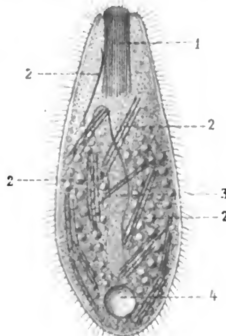


Fig. 114. **Enchelyodon farctus** Clap. u. Lachmann. Länge bis 300 μ. *1, 2* Trichiten, *3* Makronucleus, *4* pulsirende Vacuole. Nach Blochmann, Mikrosk. Thierwelt des Süsswassers, Abth. I, Protozoa, 2. Aufl. 1895.

Nematocysten oder Nesselkapseln von ganz ähnlicher Beschaffenheit wie bei den Cnidarien kommen bei der Dinoflagellatengattung Polykrikos vor. Sie finden sich hier in geringer Zahl in der äusseren Plasmaschicht und sind Bläschen mit eingestülptem, spiralig aufgerolltem Nesselfaden, welcher durch Druck nach aussen ausgeschnellt werden kann. Aehnliche Nesselkapseln (Fig. 164 *c*) kommen gelegentlich bei Epistylis umbellaria unter den peritrichen Infusorien vor. Wenn sie vorhanden sind, sind sie gewöhnlich zahlreich und liegen, paarweise vereinigt, im Corticalplasma. In den Sporen der Myxosporidien (Fig. 48, p. 28) kommen Gebilde vor, die ganz wie Nesselkapseln gebaut sind. Da sie, gewöhnlich in einem Paar, an dem einen Pole der

Spore liegen, werden sie als Polkapseln bezeichnet. Unter dem Einflusse gewisser Reize wird auch hier der Kapselfaden aus der Polkapsel ausgeschnellt, wobei er zugleich auch aus der Spore heraustritt. Die Bedeutung dieser Polkapseln ist noch nicht ermittelt, man vermuthet, dass sie bei der Infection neuer Wohnthiere Dienste leisten.

Anhang. **Das Regenerationsvermögen.**

Als eine schützende Fähigkeit ist bei den Protozoen (wie bei den Metazoen) auch das weit verbreitete Vermögen der Regeneration zu bezeichnen. In dieser oder jener Weise verlorene Theile des Zellleibes werden regenerirt, vorausgesetzt, dass das zurückbleibende Bruchstück einen Kern oder einen Theil des Kernes enthält.

Frank Lillie hat 1896 als Beitrag zu der Kenntniss der Grenzen der Theilbarkeit der lebenden Substanz eine Untersuchung darüber veröffentlicht, welches die kleinsten Theile von Stentor sind, die noch zu regeneriren vermögen. Die untere Grenze ist etwa bei 80 μ.

In welcher Ausdehnung thatsächlich das Regenerationsvermögen bei den Protozoen zur Erhaltung der Individuen und der Art beiträgt, lässt sich zur Zeit nicht überblicken.

IX. Motorische Organellen.

Die motorischen Organellen der Protozoen dienen 1) zur Ortsbewegung, 2) zur Veränderung der Gestalt des Zellenleibes (oder bestimmter Theile desselben) und 3) zur Erzeugung einer am Körper vorbeiziehenden Wasserströmung, eines Wasserstrudels, der die nöthige Nahrung herbeischaffen soll. Gewisse motorische Organellen, wie die Cilien und Flagellen, können dem erst- und dem drittgenannten Zwecke zugleich dienen.

Man kann zwei Hauptkategorien von motorischen Organellen unterscheiden, nämlich 1) frei nach aussen vorragende und 2) innere.

A. Frei nach aussen vorragende motorische Organellen.

Diese Organellen bilden classificatorische Merkmale hohen und höchsten Ranges. Sie zerfallen in natürlicher Weise in zwei Kategorien, von denen die eine langsam formveränderliche, die andere rasch schwingende, im Uebrigen aber formbeständige Plasmafortsätze umfasst. Die ersteren sind für die Klasse der Sarcodina, die letzteren für die Klassen der Ciliata und Flagellata charakteristisch.

I. Die langsam formveränderlichen motorischen Organellen der Sarcodina sind entweder Lobopodien, Filopodien oder Pseudopodien.

a) Die Lobopodien oder amöboiden Fortsätze sind stumpfe lappige bis fingerförmige Plasmafortsätze, an deren Bildung sich neben dem Ektoplasma meist auch das Entoplasma betheiligt. Sie fliessen langsam an Stellen des Zellenleibes der Lobosa (Amöben und Testaceen) vor, an anderen treten sie wieder ebenso langsam zurück. Sie dienen zur (amöboiden) Fortbewegung und zur (amöboiden) Nahrungsaufnahme. Für das Nähere vergleiche man die monographische Darstellung von Amoeba, p. 35—47.

b) Die Filopodien unterscheiden sich von den Lobopodien nur dadurch, dass sie lang und spitz fadenförmig sind. Diese Filopodien der Filosa sind ebensowenig wie die Lobopodien der Lobosa zur Verschmelzung geneigt.

c) Die Pseudopodien der Reticulosa (Nuda und Foraminifera) Heliozoa und Radiolaria sind äusserst lange und feine,

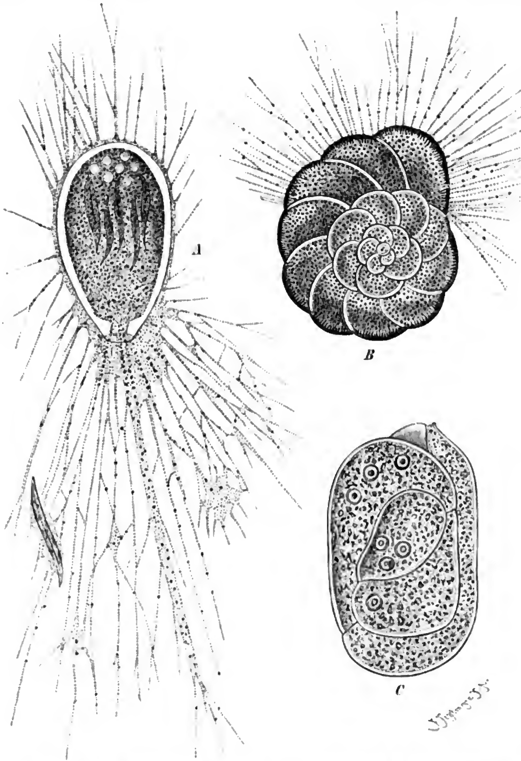


Fig. 115. A **Gromia oviformis**, nach M. S. Schulze; B **Rotalia freyeri**, nach M. S. Schulze; C **Miliola**, nach R. Hertwig. Im Inneren des Protoplasmas in den Kammern die Kerne.

haarförmige, nach allen Seiten ausstrahlende, klebrige, meist zur Verschmelzung und Netzbildung geneigte Protoplasmafortsätze (Fig. 115 *A*, *B*), die langsam vorgestreckt und ebenso langsam zurückgezogen werden können und auf denen zu jeder Zeit eine Körnchenströmung zu beobachten ist. Sie dienen zur Nahrungsaufnahme, aber nicht zur activen Locomotion. Immerhin können sie, wenn sie sich an der ganzen Körperoberfläche zurückziehen, durch Verminderung des Reibungswiderstandes ein Sinken des im Wasser flottirendenThieres herbeiführen.

Eine interessante Combination von Lobopodien und Pseudopodien zeigt Myxotheca arenilega, ein neues, sehr primitives marines Rhizopod, das SCHAUDINN (1893/94) entdeckte und beschrieb, mit wundervoll pompejanisch roth gefärbtem Plasma und einem sehr grossen Kern. Es ist ein „amöbenartig seine Gestalt veränderndes Plasmaklümpchen, allseitig von einer gallertigen Hülle umschlossen, die nackt sein kann oder auf ihrer Aussenfläche Sandkörnchen und andere Fremdkörper aufklebt; ferner besitzt es reticuläre Pseudopodien, die an beliebigen Stellen die Hülle durchbrechen können". (Diese Form ist nach SCHAUDINN selbst möglicherweise nur ein Jugendzustand einer Sandforaminifere.)

Die Pseudopodien der Heliozoen (Fig. 18 u. 19, p. 14, Fig. 99 *A*, p. 86) weichen in einigen Punkten in charakteristischer Weise von denen der Reticulosa und Radiolarien ab. Sie sind sehr dünn und fein, wenig zur Anastomosenbildung geneigt und relativ starr. Aber die Körnchenströmung fehlt ihnen nicht. Bei den meisten Formen tritt in der Axe der Pseudopodien ein fester, doch elastischer Faden (plasmatischer Natur) auf. Man unterscheidet diese Fortsätze als Axopodien von den gewöhnlichen Pseudopodien oder Myxopodien. Die Axenfäden dringen bei gewissen Formen in den Zellenleib selbst ein, bis an die Grenze von Ekto- und Endoplasma, ja bis gegen den Mittelpunkt des kugeligen Körpers. Sie können aufgelöst und wieder neu gebildet werden.

Aehnliche Axopodien, wie die beschriebenen, kommen neben den gewöhnlichen Pseudopodien (Myxopodien) auch bei den Acantharien

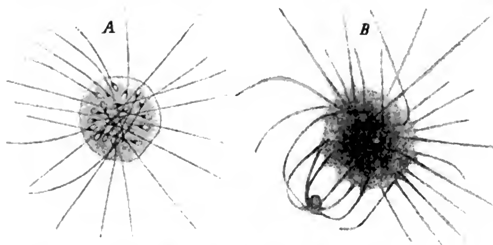


Fig. 116. **Camptonema nutans** SCHAUDINN. Durchmesser 0,12—0,18 mm, marin. *A* Schematische Reconstruction des Thieres, um die Vertheilung der Kerne und den Ansatz der Pseudopodien an ihnen zu zeigen. *B* Das Thier, nach dem Leben gezeichnet, hat eine einzellige Alge mit den Pseudopodien ergriffen. Nach FRITZ SCHAUDINN 1894.

unter den Radiolarien vor. Möglicherweise sind die radiären Acanthinstacheln des Acantharienskeletes auf Axenfäden von Axopoiden zurückzuführen.

Bei einem von SCHAUDINN (1894) entdeckten neuen Rhizopod, Camptonema nutans (Fig. 116 *A*, *B*), das wohl in die Nähe der Heliozoa gehört, kommen merkwürdige Axopodien vor. Diese zeigen zunächst die gewöhnlichen Strömungserscheinungen, ausserdem aber vermögen sie drehende Bewegungen auszuführen, und drittens haben sie die Fähigkeit, bei Berührung umzuknicken (Fangbewegung). Sehr interessant ist auch, dass der Axenfaden eines jeden Axopodiums sich im Weichkörper bis zu einem der zahlreichen Kerne verfolgen lässt und sich an demselben mit einer kappenartigen Verbreiterung befestigt.

ENGELMANN beobachtete (1881) an den fadenförmigen, geraden und unverzweigten Pseudopodien eines Heliozoon (Acanthocystis) die merkwürdige Thatsache, dass sie sich wie Muskelfibrillen blitzschnell contrahiren können. E. nannte diese Pseudopodien Myopodien.

II. Die schwingend beweglichen motorischen Organellen sind entweder Wimperhaare, Cilien (bei den ciliaten Infusorien) oder Geisselhaare, Flagellen (bei den Flagellaten). Eine scharfe Unterscheidung zwischen beiden Arten ist nicht immer möglich. Cilien sind in grosser Zahl vorkommende kurze Härchen, die viel kürzer sind als der Körper; Flagellen sind lange, in der Ein- oder Zweizahl oder doch sehr geringer Zahl vorkommende Haare, die meist länger sind als der Körper. Sie ersetzen durch Länge, was ihnen an Zahl abgeht.

Die schwingende Bewegung der Flagellen vollzieht sich meistens in einer Schraubenlinie, diejenigen der Cilien in einer Ebene.

A. Die Geisseln oder Flagellen der Flagellaten sind sehr feine, hyaline Plasmafortsätze des Körpers, die energische, schwingende Bewegungen ausführen. Sie sind, wie schon erwähnt, weit länger als der Körper und nur in geringer Zahl (selten mehr als 2) vorhanden. Sie finden sich im Allgemeinen am Vorderende des Körpers, ziehen also den Körper beim Schwimmen nach sich.

1. Unterklasse. Euflagellata. Die Monaden, Euglenen und Phytoflagellaten (Fig. 107, p. 100, Fig. 117) haben 1 oder 2 nach vorn gerichtete Geisseln. Bei den Heteromastigoden (Fig. 118) kommt neben der locomotorischen Hauptgeissel, die nach vorn gerichtet ist, eine nach hinten gerichtete Nebengeissel, die Schleppgeissel, vor, die auch in der Zweizahl vorhanden sein kann. Sie wird beim Schwimmen unthätig nachgeschleppt, doch kann sie durch gelegentlich erfolgende zuckende Bewegungen als Steuerruder functioniren. Auch können sich gewisse Heteromastigoden mit dieser Schleppgeissel vorübergehend vor Anker legen. Die Polymastigoda (Fig. 119) haben mindestens 4 Geisseln in verschiedener Anordnung.

2. Unterklasse. Choanoflagellata. Hier findet sich immer nur eine und zwar vorderständige Geissel (Fig. 140, 141, p. 132), die aus dem Grunde eines charakteristischen Protoplasmabechers hervorragt, der dem Körper vorn aufgesetzt ist und als Kragen (Collare) bezeichnet wird.

3. Unterklasse. Dinoflagellata. Diese haben 2 Geisseln, eine longitudinale und eine ringförmige oder Gürtelgeissel, die sich zum Körper resp. zu seiner Cellulosehülle in folgender Weise verhalten. Die Cellulosehülle hat auf der Bauchseite immer eine

Fig. 117.

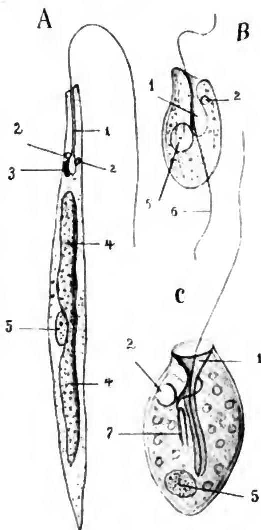


Fig. 118.

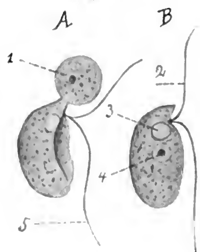


Fig. 117. *A* **Euglena elongata** SCHEWIAKOFF. 0,064 mm lang, 0,005 bis 0,006 mm breit. *B* **Marsupiogaster striata** SCHEWIAKOFF. 0,027 mm lang, 0,015 mm breit. *C* **Urceolus cyclostomus** STEIN. Vergrösserung $^{1100}/_{1}$. *1* Schlundeinsenkung, *2* pulsirende Vacuolen, *3* Stigma (rother Pigmentfleck), *4* Chromatophor (grüner Farbstoffkörper), *5* Kern, *6* hintere Geissel, *7* Staborgan. *A* und *B* nach SCHEWIAKOFF, 1893; *C* nach KLEBS, 1892/93.

Fig. 118. **Bodo edax** KLEBS. *A* eine Monade verschluckend. *1* Monade, *2* vordere Geissel, *3* contractile Vacuole, *4* Kern, *5* hintere Geissel (Schleppgeissel). Vergrösserung ca. $^{1500}/_{1}$, nach KLEBS, 1892/93.

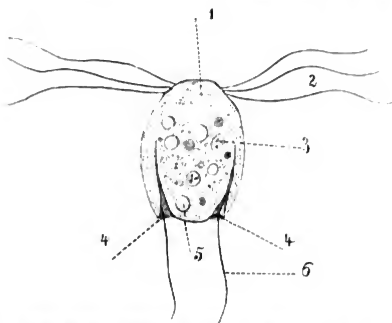


Fig. 119. **Hexamitus inflatus** DUJARDIN. Länge 13—25 μ, Breite 9—15 μ. *1* Lage des Kerns, *2* vordere Geisseln, *3* Nahrungsvacuolen, *4* Mundspalten, *5* contractile Vacuole, *6* hintere Geisseln. Vergrösserung $^{1800}/_{1}$, nach KLEBS, 1892/93.

Längsfurche. Am Boden dieser Längsfurche (Fig. 184) erhebt sich das longitudinale Flagellum, legt sich nach hinten in die Furche, tritt hinten aus ihr hinaus und überragt den Körper nach hinten. Sie macht undulirende Bewegungen. Die Cellulosehülle hat ferner eine Ringfurche (Fig. 120 *3*). Die Bezeichnung ist nicht ganz exact, indem die Furche nicht ringförmig geschlossen ist. Sie hat vielmehr auf der Bauchseite zwei hintereinander gelagerte Enden, die beide in die Längsfurche einmünden, verläuft also um den Körper in einer niederen Schraubenwindung. Von der Längsfurche geht sie nach links, dann auf den Rücken, taucht rechts auf der Bauchseite wieder auf und läuft medianwärts nach der ventralen Furche, in dieselbe hinter ihrem Anfang einmündend. Am Vorderende der Ringfurche, dicht vor der Insertionsstelle der Längsgeissel, entspringt die Gürtelgeissel (Fig. 120 *2*, Fig. 184 *5*), die sich der ganzen Länge nach in die Ringfurche legt und in ihr undulirende Bewegungen ausführt.

Die Längsfurche durchschneidet also die spiralig, in gewöhnlich wenig mehr als einem Umgang, den Körper umziehende Ringfurche an zwei Stellen. An oder nahe der vorderen liegt die als Geisselspalte bezeichnete Durchbrechung des Panzers, in deren Grunde die beiden Geisseln entspringen. Bei nackten Formen befindet sich die Insertionsstelle der hinteren Geissel im hinteren Schnittpunkt. Dies zeigt sich besonders deutlich bei Formen, wo die Spiralwindung der Ringfurche nicht eine niedrige, sondern eine hohe resp. steile ist, so dass der Abstand zwischen der vorderen und hinteren Kreuzungsstelle ein beträchtlicher wird. Bei der Schwimmbewegung, die fast immer vorwärts erfolgt, wobei die Längsgeissel nach hinten gerichtet ist, rotirt der Körper um seine Achse. Nur in der Abtheilung der Adiniden ist die rückläufige Bewegung die Regel geworden. Diese Formen schwimmen mit der Längsgeissel voran. Die

Fig. 120.

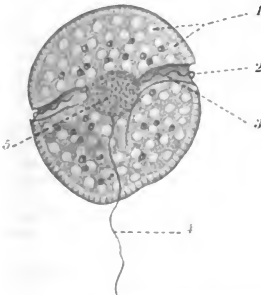


Fig. 121.

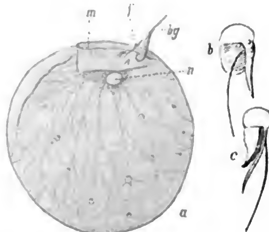


Fig. 120. **Gymnodinium tenuissimum** LAUTERB., ca. $^{600}/_{1}$, Durchmesser $\frac{66\ \mu}{60\ \mu}$ der ungefähr scheibenförmig abgeplattete Körper von der Bauchseite. *1* gelbe Chromatophoren, *2* Geissel in der Ringfurche *3*, *4* Längsgeissel, *5* Kern. Nach LAUTERBORN 1899.

Fig. 121. *a* **Noctiluca miliaris** SURIR., nach BÜTSCHLI, etwas verändert, *bg* Bandgeissel, *f* Geisselhaar (Flagellum), *m* Peristomspalte, *n* Kern; *b* und *c* Geisselschwärmer von Noctiluca.

Längsgeissel besorgt vorwiegend die Locomotion, die Gürtelgeissel die Rotation. SCHÜTT, 1895.

4. Unterklasse. Cystoflagellaten. Im vordersten Winkel des spaltförmigen Peristoms von Noctiluca (Fig. 121) erhebt sich eine grosse, schwerfällig sich bewegende Bandgeissel (Tentakel). Diese kann nicht mit dem Flagellum der übrigen Flagellaten verglichen werden, sondern ist eine Bildung sui generis. Sie ist eine Ausbuchtung des Zellkörpers, besitzt eine Membran und plasmatischen Inhalt, der sich an der Basis der Bandgeissel in das Plasma des Zellleibes fortsetzt. An der der Peristomspalte zugekehrten Seite ist sie rinnenförmig vertieft, und an dieser Seite ist ihr Plasma zu contractiler Substanz umgewandelt, die sogar quergestreift erscheint. Ob die Bandgeissel wirklich eine locomotorische Bedeutung hat, ist mehr als zweifelhaft. Sicher ist sie das Hauptorganell der Nahrungszufuhr.

Hinter der Bandgeissel findet sich in der Peristomfurche noch ein kleines bewegliches Haar, das vielleicht einer gewöhnlichen Flagellatengeissel entspricht.

Noctiluca flottirt im Meereswasser. Das Plasma des Thierchens ist specifisch schwerer, die Vacuolenflüssigkeit specifisch leichter als Wasser. Das Thier vermag das Verhältniss zwischen beiden selbstthätig so zu ordnen, dass das specifische Gewicht des Gesammtkörpers dem des umgebenden Meereswassers entspricht.

Leptodiscus hat keine Bandgeissel, sondern nur ein Flagellum, das, wie bei Noctiluca, viel kürzer als der Körper ist.

5. Unterklasse. Catallacta. Die Einzelthiere der Colonie (Fig. 43, p. 25) besitzen an ihrer freien, an der Oberfläche der kugelförmigen Colonie zu Tage tretenden Seite mehrere kurze Geisselhaare (oder wenn man will: kräftige Cilien). Die Colonie wird durch diese Geisselbewegung rotirend herumgetrieben.

Von der sonst allgemein gültigen Regel, dass bei der Schwimmbewegung der Flagellaten das Thier mit der Geissel, die sich in das Wasser einbohrt, voraus schwimmt, giebt es, auch abgesehen von den Dinoflagellaten, vereinzelte Ausnahmen. Es kommt nicht selten vor, dass Choanoflagellaten (z. B. Codonosiga) sich von ihren Stielen loslösen und mit der Geissel fortschwimmen. Dabei functionirt die Geissel wie eine Propellerschraube, indem die Thiere mit dem hinteren Ende vorausschwimmen. Dies hängt wohl damit zusammen, dass am Vorderende um die Geissel herum der Kragen sich befindet, der bei der Schwimmbewegung mit diesem Ende voran hinderlich wäre.

Auch bei den Vertretern der Gattung Oxyrrhis folgt die Geissel bei der Schwimmbewegung nach. Die Thierchen bewegen sich also ähnlich wie die Spermatozoen.

B. Die Bewegungsorganellen der Ciliata (Wimperinfusorien) sind Cilien (Wimperhaare).

Unter Cilien (im Gegensatz zu den Flagellen) versteht man kürzere, lebhaft bewegliche, haarförmige Fortsätze des Ektoplasmas, die die Pellicula durchsetzen und in grosser Zahl vorkommen.

Auf der Pellicula sind die Cilien in Längs- und Querreihen angeordnet. Wenn man auf ein solches lebendiges und thätiges Wimperkleid mit dem Mikroskop herabschaut, so sieht es aus wie ein vom Winde bewegtes Getreidefeld. Die Bewegungswellen (durch das succes-

sive Schlagen und Sichwiederaufrichten der Wimpern hervorgerufen) durchlaufen das Wimperfeld in der Längsrichtung, wobei alle Wimpern einer Querreihe vollständig synchronisch thätig sind. An jeder Längsreihe verläuft die Bewegung continuirlich. Auf den Schlag der ersten Wimper folgt der der zweiten, dann der der dritten u. s. f. „Dabei beginnt die Wimper stets sofort ihre Bewegung, nachdem die vorhergehende Wimper begonnen und noch ehe dieselbe ihre Bewegung vollendet hat.“ (Fig. 122.)

Bei den niedersten und wohl auch ursprünglichsten Ciliatenformen besitzt der Körper an seiner ganzen Oberfläche ein gleichmässiges dichtes Wimperkleid. Dabei sind die Wimpern derart in parallelen Längsreihen angeordnet, dass sie in sehr gestreckten Schraubenlinien vom vorderen (oralen) zum hinteren Ende des spindelförmigen Körpers ziehen (Fig .123). Indem die Cilien das Wasser nach hinten schlagen, wird der Körper nach vorn bewegt.



Fig. 122. Flimmerbewegung einer Wimperreihe im Profil. Nach VERWORN, Allg. Physiologie, 1897.

Dieser ursprüngliche Zustand erfährt in den verschiedenen Abtheilungen die verschiedensten Abänderungen, Verbesserungen und Complicationen, welche hauptsächlich mit zwei Erscheinungen zusammenhängen. Einmal treten die Cilien in den Dienst der Nahrungszufuhr, und zweitens übt die festsitzende Lebensweise bei einer ganzen

Fig. 123.

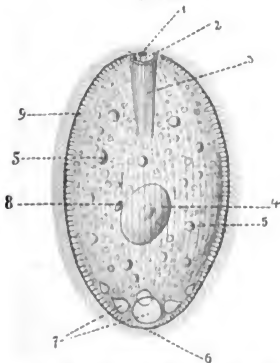


Fig. 124.

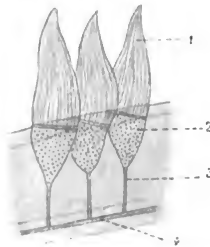


Fig. 124. **Drei Membranellen der adoralen Zone von Stentor,** nach SCHUBERG 1890 und GRUBER 1893. *1* Die Wimperplatten, *2* Basallamelle, *3* Endfaden, *4* Basalfibrille.

Fig. 123. **Prorodon teres** EHRBG., von der Seite, $^{520}/_{1}$. *1* Cytostoma = Zellenmund, *2* Cytopharynx = Zellenschlund, *3* Trichter-(Stäbchen-)Apparat, *4* Makronucleus, *5* Nahrungskörper, *6* After, Cytopyge, *7* pulsirende Vacuole, Hauptvacuole und Bildungsvacuolen, *8* Mikronucleus, *9* Pellicula mit darunter liegender Alveolarschicht des Protoplasmas. Nach SCHEWIAKOFF 1889.

Gruppe eine Rückwirkung auf das System der motorischen Organellen aus.

In die Kategorie der Cilien gehören auch die Membranellen, die undulirenden Membranen und die Cirren.

Unter Membranellen (Fig. 124) versteht man ektoplasmatische, dreieckige oder viereckige Plättchen, welche das Wasser schlagen. Sie bestehen aus einer Reihe verschmolzener Cilien und lassen sich unter dem Einflusse gewisser Agentien in diese zerfasern. Solche zu Membranellen vereinigte Cilien zeigen eine erhöhte Leistungsfähigkeit; sie treten in der Umgebung des Mundes auf und stehen, die sogenannte adorale Zone zusammensetzend, viel mehr im Dienste der Nahrungszufuhr als der Locomotion.

Auch die undulirenden Membranen, zarte ektoplasmatische Hautsäume, bestehen wohl aus verschmolzenen Cilien. Sie kommen nur in den Eingangspforten der Nahrung vor.

Cirren sind grössere, vorragende Ektoplasmastäbe (Büschel verschmolzener Cilien?), die nicht etwa, wie die einfachen Cilien, fortgesetzt und in monotoner Weise das Wasser schlagen, sondern wie Extremitäten bewegt werden. Jetzt ruht der Körper, jetzt setzt er sich vermittelst seiner Cirren wie auf Stelzen nach dieser oder jener Richtung in Bewegung (Fig. 127).

Der gesammte Wimperapparat, der bei den Infusorien im Dienste der Nahrungsaufnahme steht, wird erst unter der Rubrik „Ernährungsorganellen“ eingehender besprochen.

Unter den Ciliaten sind es die beiden Ordnungen der Holotricha und Heterotricha, bei denen im Allgemeinen noch die ganze Oberfläche des Körpers dicht und, wenn man von der adoralen Zone absieht, gleichmässig bewimpert ist. Doch schon innerhalb der Heterotrichen giebt es Formen, bei welchen das allgemeine Wimperkleid stark reducirt ist oder ganz fehlt, so dass sich dann nur noch die adorale Wimperzone erhält. Diese Formen werden als Oligotricha von manchen Forschern zum Range einer Ordnung erhoben. Bei den Peritrichen, es sind fast lauter festsitzende Formen, ist die allgemeine Bewimperung definitiv verschwunden. Es erhält sich im Allgemeinen nur die adorale Wimperzone (Fig. 126), welche hier, man kann sagen ausschliesslich, im Dienste der Nahrungszufuhr steht, während sie bei den Heterotrichen daneben noch locomotorisch thätig sein kann. Neben der adoralen Zone erhält sich bei Trichodina (Fig. 125), einer Gattung parasitischer Peritrichen, die lebhaft auf ihrer Unterlage dahinzugleiten vermögen, noch ein hinterer Wimperring, dem ein grösseres vergleichend-anatomisches Interesse gebührt. Die festsitzenden Peritrichen sind nämlich nicht in allen Form- und Lebenszuständen festsitzend, sondern sie können auch in freibewegliche Zustände übergehen.

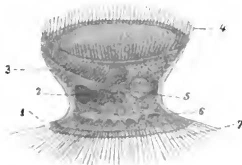


Fig. 125. **Trichodina pediculus** Ehrbg. Höhe ca. 70 μ. Ansicht von der Vestibularseite. Nach Bütschli 1887 89 etwas vereinfacht und schematisirt. *1* Membranöser Saum, welcher die scheibenförmige Basalfläche umzieht, die zu einem saugnapfartigen Haftapparat (*6*) umgebildet ist, *2* Makronucleus, *3* der Theil der adoralen Zone (*4*), welcher in das Vestibulum heruntersteigt, *5* pulsirende Vacuole, *6* Haftapparat.

Es geht sogar immer dem festsitzenden Zustande ursprünglich ein freier voraus. Bei den freibeweglichen Zuständen festsitzender Formen tritt dann häufig jener hintere Wimperring wieder auf, der Trichodina zeitlebens zukommt. Die Stelle, wo er auftritt, ist sogar vorgezeichnet durch eine den Körper umkreisende zarte und feine Ringfurche, in

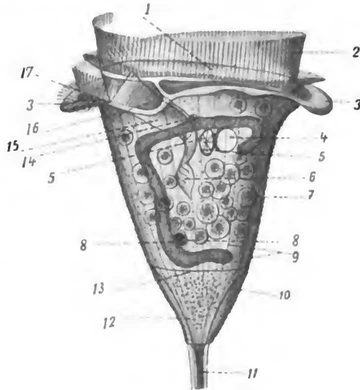


Fig. 126. **Carchesium polypinum** L. (coloniebildende Vorticellide). Einzelnes Individuum von der Ventralseite. Länge des Einzelthieres bis 60 μ. *1* Wimperscheibe, *2* adorale Zone von 2 Reihen von Cilien, die bei *17* endigt, *3* entfalteter Peristomrand, *4* pulsirende Vacuole, *5* Reservoir der pulsirenden Vacuole, *6* Cytopharynx, *7* Nahrungsvacuolen, *8* Mikronucleus, *9* contractile Fibrillen (Myoneme), *10* Pellicula, *11* Bündel contractiler Fibrillen im Stiel (Stielmuskel), das durch Vereinigung der Myoneme *12* entsteht, *13* Ringlinie, an welcher der hintere Wimperkranz entsteht, *14* Cytopyge, *15* Vestibulum, *16* undulirende Membran, *17* Stelle, wo, am Rande des Vestibulums angekommen, die adorale Zone der Membranellen aufhört. Die Figur ist etwas schematisirt und combinirt. Nach Bütschli und Schewiakoff, aus Leuckart's Wandtafeln.

welcher die Cilien auftauchen, wenn sich das Thierchen loslöst, um herumzuschwimmen.

Bei den Hypotricha fehlen bewegliche Cilien auf der Rückenseite vollständig. Auch auf der Bauchseite sind grosse Strecken cilien-

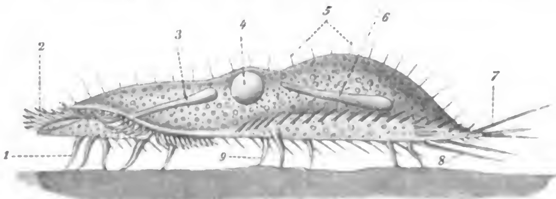


Fig. 127. **Stylonychia mytilus** O. F. M., auf einer Unterlage kriechend, von der linken Seite. *1* Stirncirren, *2* adorale Zone, *3* vorderer zuführender Kanal der pulsirenden Vacuole *4*, *5* dorsale Borsten, *6* hinterer zuführender Kanal, *7* Schwanzborsten, *8* Aftercirren, *9* Bauchcirren. Nach O. Bütschli und W. Schewiakoff in Leuckart, Zool. Wandtafeln, Tafel 65.

los. Die vorhandenen Cilien sind 1) als kräftigere Griffel, Borsten oder Cirren zum Zwecke der Locomotion und 2) als Membranellen und undulirende Membranen zum Zwecke der Nahrungszufuhr entwickelt. Die Anordnung dieser Organellen, besonders der Cirren, in Reihen, Gruppen etc., ist von grosser systematischer Bedeutung. Man spricht von Rand-, Stirn-, Bauch-, Schwanzcirren u. s. w. (vergl. Fig. 127 u. 153). Dass diese Cirren als Büschel verklebter Cilien aufgefasst werden, wurde schon früher angedeutet.

Wenn auch den frei vorragenden motorischen Organellen zweifelsohne ein sehr hoher Rang als classificatorischen Merkmalen zukommt, so giebt es doch Formen, die mit Bezug auf ihre Ausrüstung mit motorischen Organellen Zwischenformen oder Uebergangsformen oder Mischformen darstellen. Ihnen gebührt ein grosses Interesse. Die folgende Uebersicht über eine Anzahl instructiver Fälle macht keinen Anspruch auf Vollständigkeit.

a) Geisselhaare ausserhalb der Klasse der Flagellaten.

Mastigamoeba (Fig. 128), Dimastigamoeba und Verwandte sind Flagellaten, die sich, wenn sie aufhören zu schwimmen, genau wie Amöben vermittelst typischer Lobopodien bewegen oder, anders ausgedrückt, es sind mit einer oder mit zwei Geisseln ausgerüstete Amöben, die zeitweise — wobei sie ihre Lobopodien einziehen — in den freischwimmenden Flagellatenzustand übergehen.

Aehnlich wie Mastigamoeba verhält sich Ciliophrys, eine Form von zweifelhafter systematischer Stellung, die in zwei Zuständen vorkommt, die leicht ineinander übergehen, in einem Sarcodinenzustand und einem Flagellatenzustand. Im ersteren besitzt der amöboide, nackte, mit pulsirenden Vacuolen versehene Plasmaleib allseitig dünne, feine, spitze Pseudopodien, die er einzieht, wenn er unter Bildung von 1—2 Flagellen in den schwimmenden Flagellatenzustand übergeht.

Bei gewissen Formen existirt sogar ein Generationswechsel zwischen einer sich durch Theilung und Sporenbildung fortpflanzenden Amöbengeneration und einer sich durch Theilung fortpflanzenden cryptomonasähnlichen Flagellatengeneration, wie Schaudinn 1896 für Paramoeba eilhardi nachgewiesen hat (vergl. p. 45 und 46 und Fig. 72).

Man kann bei manchen Formen auch im Zweifel sein, ob man schwingende oder schlagende Fortsätze als Cilien oder Flagellen bezeichnen soll, dann nämlich, wenn die Gebilde, wie Cilien, in der Mehrzahl vorkommen, aber länger sind als Wimperhaare gewöhnlich zu sein pflegen. Man vergleiche z. B. Magosphaera (Fig. 43, p 25).

Auch unter den Wimperinfusorien (Ciliata) begegnen wir Formen, welche neben den Cilien Geisselhaare besitzen. Schewiakoff beschrieb 1893 die merkwürdige Form Maupasia mit mehreren Geisseln am hinteren Körpertheil und einer Hauptgeissel am Hinterende, und er glaubte, für diese Gattung eine besondere Gruppe, die der Mastigotricha, einrichten zu sollen. (Das Thier hat, nebenbei gesagt, einen einfachen Kern.) Figur 129 zeigt uns ein anderes Infusor mit einer langen Geissel am Vorderende, das 1899 von Roux unter dem Namen von Monomastix ciliatus beschrieben wurde.

Geisseln als motorische Organellen auf Fortpflanzungsstadien sind ausserhalb der Flagellaten in neuester Zeit vielfach nachgewiesen worden, so von Schaudinn 1899 bei Trichosphaerium sieboldi Schn., einer den Amöben nahestehenden Form, bei welcher durch Sporulation mit je zwei

Geisseln ausgerüstete Schwärmsporen (Flagello- oder Zoosporen) entstehen. Auch bei den Filosa hat SCHAUDINN die Bildung von Flagellosporen beobachtet, nämlich 1894 bei Hyalopus (Gromia) dujardinii SCHULTZE (1 Geissel). 1894/95 beobachteten LISTER und SCHAUDINN Flagellosporenbildung (Zoosporen mit 2 Geisseln) bei einem Foraminifer, nämlich bei der megalosphärischen Generation von Polystomella crispa L.

Fig. 128.

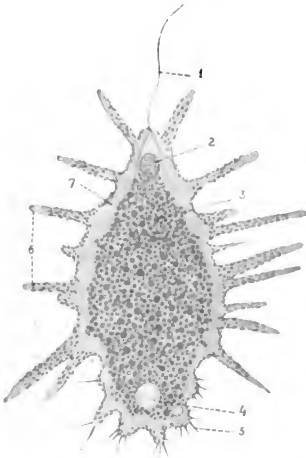


Fig. 129.

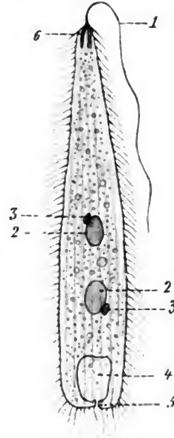


Fig. 128. **Mastigamoeba aspera** F. E. SCH. Länge 100 μ. Süsswasser. *1* Flagellum, *2* Kern, *3* Endoplasma, *4* contractile Blase = pulsirende Vacuole, *5* feine, spitze, unbewegliche Fortsätze, *6* Lobopodien, *7* Exoplasma, von winzig kleinen, stäbchenförmigen Körperchen bedeckt. Nach F. E. SCHULZE 1875.

Fig. 129. **Monomastix ciliatus** ROUX. Länge 75 μ, Breite 14 μ. Süsswasser. *1* Flagellum am Vorderende, wo der Mund sich befindet, *2* Makronucleus, *3* Mikronucleus, *4* pulsirende Vacuole, *5* Entleerungskanal derselben am Hinterende, wo zugleich die Cytopyge liegt. Trichiten hinter dem Munde (den Cytopharynx umstellend?). Nach JEAN ROUX 1899.

Dass Sporen von Heliozoen die Gestalt von Geisselschwärmern annehmen können, war früher schon bekannt. 1896 erbrachte sodann SCHAUDINN den Nachweis, dass die losgelösten Knospen gewisser Heliozoen (z. B. von Acanthocystis) unter Umständen je zwei Geisseln bilden und sich vorübergehend in diesem Zustande träge fortbewegen.

Protomonas und Pseudospora sind ciliophrysähnliche Sarcodinen, die im encystirten Zustande sich fortpflanzen und dabei in flagellatenartige, ausschwärmende Sprösslinge zerfallen, die nach einiger Zeit in den Sarcodinenzustand übergehen.

Bei den Radiolarien ist die Bildung von Flagellosporen schon länger bekannt; vergl. besonders R. HERTWIG 1876 und BRANDT 1885, 1890.

Es wird sich wahrscheinlich herausstellen, dass die Geisselschwärmerbildung in der Klasse der Sarcodina weit verbreitet ist.

Ganz neueren Datums ist die Entdeckung, dass die Mikrogameten der Coccidien Geisseln tragen können: SCHAUDINN und SIEDLECKI 1897, LÉGER 1898, v. WASIELEWSKY 1898, SIEDLECKI 1898, SCHAUDINN 1900. Durch diese überraschende Entdeckung werden die Coccidien, bei denen bis dahin überhaupt keine Cilien oder Flagellen bekannt geworden waren, den übrigen Protozoen, speciell den Flagellaten, etwas näher gerückt.

Man vergleiche überall den Abschnitt über die Fortpflanzung.

b) Wimperhaare ausserhalb der Klasse der Ciliata.

Es ist bekannt, dass gewisse Suctorien im erwachsenen Zustand die Saugtentakel einzuziehen und sich mit Wimpern zu bekleiden vermögen; vermittelst deren sie vorübergehend umherschwimmen. Ganz allgemein aber ist in dieser mit den Ciliaten verwandten Klasse die Erscheinung, dass bei der Fortpflanzung durch Knospung (siehe dort) die Knospen ein Cilienkleid erhalten, um, sich loslösend, als Ciliosporen zu schwärmen. Es existirt ein einziger Vertreter der Suctorien, nämlich die eigenthümliche marine Form Hypocoma (mit nur einem Saugtentakel), welche auf der Bauchseite im erwachsenen Zustande ein dauerndes Wimperkleid trägt.

Von dem Vorkommen von Wimperhaaren bei erwachsenen Thieren der Abtheilung der Sarcodina war nichts bekannt, bis PENARD 1897 das interessante schwimmende Heliozoon Myriophrys paradoxa entdeckte (Sumpfwasser bei Genf). Das Thier zeigt eine ganz typische Heliozoenorganisation, trägt aber zwischen den Axopodien an der ganzen Oberfläche ein Kleid langer, geschmeidiger Cilien, die beinahe an Flagellen erinnern, und die auch dann fortfahren zu schlagen, wenn das Thier ruht (Fig. 130).

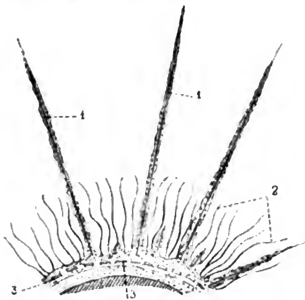


Fig. 130. **Ein oberflächliches Stück des Körpers von Myriophrys paradoxa** PENARD. Durchmesser des Körpers ca. 0,04 mm. Süsswasser. *1* Axopodien, *2* Cilien, *3* Kiesel(?)-Plättchen. Nach EUGÈNE PENARD 1897.

Wenn es schwimmt, so nimmt es eine gestreckt eiförmige Gestalt an und zieht seine vorderen Axopodien fast ganz, die hinteren bis auf die Hälfte zurück.

Wenn man die Fälle überblickt, wo Cilien oder Flagellen ausserhalb der Klassen der Ciliata und Flagellata vorkommen, so findet man, dass meist mit der Bildung jener motorischen Organellen die Ausbreitung der erwachsenen Organismen, ganz besonders aber nach erfolgter Fort-

pflanzung die Ausbreitung der jungen Keime der Thiere zum Zwecke der Besiedelung neuer günstiger Standorte und auch zum Zwecke der Copulation erzielt wird.

Wenn sich die Thiere im Flagellatenzustand fortpflanzen, so kann man nicht mehr einfach von zwei verschiedenen Zuständen, in denen die Individuen einer und derselben Thierart angetroffen werden, sprechen, sondern es handelt sich dann um einen Wechsel zwischen verschiedenen Generationen. Es wäre dann von Fall zu Fall die Frage zu prüfen, ob der Generationswechsel durch Einschaltung eines Fortpflanzungsactes auf dem einen oder anderen Zustand erst secundär entstanden ist, oder ob vielleicht durch Unterbleiben der Fortpflanzung bei einer Generation diese Generation secundär auf die Stufe eines vorübergehenden Zustandes zurückgesunken ist.

c) Lobopodien und Pseudopodien ausserhalb der Klasse der Sarcodina.

Actinobolus radians Stein ist ein interessantes, zu den niederen Holotricha gehörendes Infusor, welches in den Cilienlängsfurchen in regelmässigen Abständen lange, über die Cilien hinausragende „Tentakel“ trägt. Die Cilien finden sich an der Basis der Tentakel, je in einer Gruppe sich erhebend. Die Tentakel von Actinobolus haben mit den Saugtentakeln der Suctoria nichts gemein, erinnern vielmehr einigermaassen an Pseudopodien. Wenn das Thier schwimmt, so werden sie zurückgezogen, wenn es zur Ruhe kommt, werden sie langsam wieder vorgestreckt. An einem völlig ausgestreckten Tentakel kann man drei Abschnitte unterscheiden: a) einen proximalen, dicken, kegelförmigen Theil, b) einen langen und halb so dicken Hauptheil. Beide sind vollkommen durchsichtig. Es folgt c) der kürzere, stark lichtbrechende und dünne Endabschnitt, der etwas verbreitert mit einem Knöpfchen endigt. Dieser Endabschnitt stellt wahrscheinlich eine Trichocyste dar, die bei dem Hervortreten der Tentakel emporgehoben wird.

Die Heterotrichengattung Stentor besteht aus Arten, deren Individuen bald schwimmen, bald festgeheftet sind. Zur Festheftung dient das Hinterende, der sogenannte Fuss, an dem das Endoplasma nackt zu Tage tritt. Wenn sich die Thiere, z. B. an einer Glaswand, befestigen, so schmiegt sich der Fuss als rundliches Scheibchen an. Wenn aber das Thier sich in losem Detritus oder in einem Zooglöenfilz befestigt, so verankert es sich, indem das Endoplasma des Fusses allseitig typische Pseudopodien, verästelte oder unverästelte, entsendet. (Fig. 97, p. 84.)

Wir haben oben von den Lobopodien von Mastigamoeba und Verwandten gesprochen, die gewöhnlich zu der Flagellatenordnung der Monaden gestellt werden. Lobopodien- und Pseudopodienbildung kommt aber auch bei ganz ächten Flagellaten vor. Unter den Chromomonaden zeigt Chrysamoeba radians Klebs (Fig. 107 *A*, p. 100) die Erscheinung, dass sie gelegentlich zu schwimmen aufhört und mittelst allseitig ausgestreckter spitzer Filopodien zu kriechen beginnt. Bei der verwandten Gattung Ochromonas ist der Körper überhaupt stets amöboid, etwas weniger bei Chromulina, hier besonders am Hinterende. Nicht zu verwechseln mit den amöboiden Bewegungen dieser Formen sind die sogenannten metabolischen Bewegungen anderer Flagellaten z. B., Euglena, Astasia, die in unregelmässigen, aber sehr ausgiebigen Contractionen des Körpers bestehen.

Unter den Choanoflagellaten ist gelegentliche Lobopodienbildung bei den verschiedensten Formen beobachtet worden. Sie scheint hie und da in den Dienst der Nahrungsaufnahme zu treten, bisweilen jedoch scheint sie eine Begleiterscheinung des Absterbens zu sein (Fig. 131).

Während die Dinoflagellaten sich sonst in holophytischer Weise ernähren, giebt es nach den Beobachtungen von SCHILLING (1891) Formen, die der assimilationsfähigen Chromophoren entbehren, so Gymnodinium hyalinum SCHILL. und Glenodinium edax SCHILL. Diese Formen ernähren sich in thierischer Weise durch Aufnahme fester Nahrung. Bei der Nahrungsaufnahme geht Gymnodinium in einen amöboiden Zustand über, zieht die Nahrung (Chlamydomonas) mittelst Plasmafäden an sich. Es bildet sich sodann um die Beute eine Nahrungsvacuole mit eigener membranartiger Wand. Auch die Defäcation geschieht nach Art der Amöben. Die Pseudopodienbildung bei Gymnodinium ist neuerdings (1899) von ZACHARIAS bestätigt worden. Diese Befunde sprechen für die von KLEBS geäusserte Ansicht, dass die Dinoflagellaten von amöboiden Flagellaten oder geisseltragenden Amöben, wie Mastigamoeba und Verwandte, abzuleiten seien. Ueber das „Amöboidplasma" anderer Dinoflagellaten (Podolampas) vergl. den Abschnitt über die nutritiven Organellen.

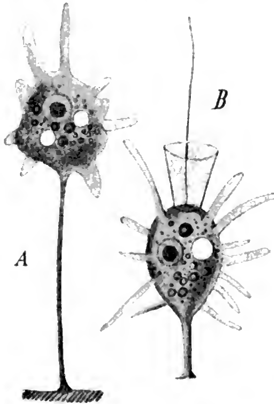


Fig. 131. *A* **Codonosiga botrytis** J. CL. Ein Lobopodien bildendes Individuum, welches den Kragen und die Geissel eingezogen hat, $^{880}/_{1}$. *B* **Monosiga ovata** S. K. Ein absterbendes Individuum mit Lobopodien, $^{880}/_{1}$. Nach RAOUL H. FRANCÉ 1897.

Unter den Sporozoen sind amöboide Form und Bewegung für die Abtheilung der intracellulär in Blutkörperchen schmarotzenden Hämosporidien geradezu charakteristisch. Der berühmte Malaria-

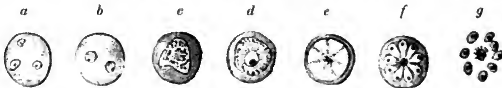


Fig. 132. **Plasmodium malariae** LAVERAN **(Haemamoeba laverani). Varietas quartana** GOLGI, aus dem Blut malariakranker Menschen, *a* frisch inficirtes Blutkörperchen, *b* etwas grössere Keime, *c* erwachsener Parasit mit starker Pigmentkörnung, grosse lappige Fortsätze bildend, *d* abgerundete Form mit grossem Kern, *e* Beginn der Keimbildung, *f* rosettenförmig um einen Restkörper angeordnete Keime, *g* freie Keime (Merozoiten) nach Zerfall des rothen Blutkörperchens. Nach LABBÉ 1894 (aus WASIELEWSKI, Sporozoenkunde, 1896).

parasit Plasmodium malariae Lav. hat aus diesem Grunde auch den Gattungsnamen Haemamoeba, eine andere Hämosporidienform den Namen Cytamoeba erhalten.

Auch für diejenigen Myxosporidien, die in Leibesflüssigkeiten (von Fischen, Amphibien, Arthropoden) schmarotzen, ist die Bildung von Filopodien oder Lobopodien charakteristisch. Die Abbildungen (Fig. 133 *A B, C*) zeigen zwei extreme Formen derselben. Bisweilen gleicht die Bewegung vermittelst Lobopodien durchaus derjenigen der Amöben, bisweilen erinnern die freien Plasmafortsätze ganz an die Filopodien z. B. von Gromia. Bei Leptotheca und einer Myxidiumart aus der Gallenblase von Raja asterias beobachtete Doflein (1898) eine neue Art der Bewegung vermittelst der von ihm so genannten Stemmpseudopodien; „bei dieser werden die Thiere durch Ausdehnung in einer Richtung ausgestreckter Pseudopodien von ihrem Orte weiter geschoben".

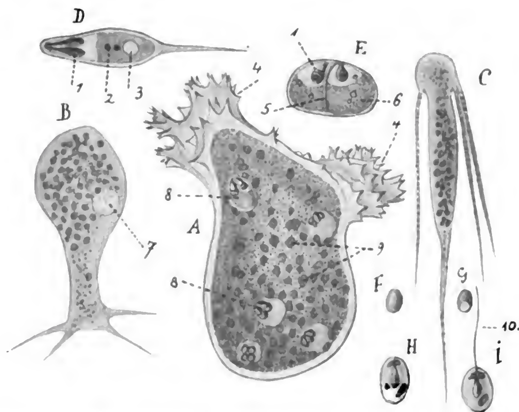


Fig. 133. **Myxosporidien.** *A* **Chloromyxum leydigi** Ming., $^{750}/_{1}$; *B* und *C* **Leptotheca agilis** Thél. in verschiedenen Bewegungszuständen; *D* Spore von **Henneguya psorospermica** Thél., gefärbter Schnitt; *E* **Leptotheca agilis** Thél., Spore, im frischen Zustande, $^{1500}/_{1}$; *F, G, H, I* **Nosema (Glugea) bombycis** Nägeli, Sporen, $^{1500}/_{1}$; *F* und *G* im frischen Zustande, *H* und *I* mit Salpetersäure behandelt, *I* mit ausgetretenem Filament. Fig. *A, D, E, F, G, H, I* nach P. Thélohan 1895. *B* und *C* nach F. Doflein 1898. *1* Polkapseln, *2* Kerne, *3* Vacuole, *4* Lobopodien, *5* Naht, *6* Protoplasma mit Fettkörnchen, *7* Pansporoblast, *8* Sporen, *9* gelbe Tröpfchen, *10* entladener Spiralfaden.

Aus der Gattung Ophryocystis, die sich u. a. durch ihren amöboiden Körper auszeichnet, deren systematische Stellung innerhalb der Sporozoa indes noch unsicher ist, hat Aimé Schneider (1884) eine besondere Gruppe der Amoebosporidia errichtet.

B. Nicht frei vorragende motorische Organellen.

I. Contractile Fibrillen, Myoneme. Stielmuskel der Vorticellen. Bei vielen Ciliaten (besonders solchen, die sich durch die starke Contractilität ihres Körpers auszeichnen) und bei den Gregarinen bildet das Exoplasma, indem es sich in contractile Substanz umwandelt, Muskelfibrillen, sogenannte Myoneme. War das nicht differenzirte Protoplasma nach allen Richtungen contractil, so wird es mit seiner Differenzirung zu contractilen, langgestreckten Fäden nur in einer Richtung, aber in dieser besonders energisch, contractil, nämlich in der Längsrichtung.

Die Myoneme der Ciliaten (Fig. 134) sind im Allgemeinen den Wimperstreifen entsprechend angeordnet und ziehen, in einer Schicht parallel nebeneinander verlaufend, in Meridianen vom hinteren zum vorderen Körperpol. Bei Heterotrichen (Stentor) wurde constatirt, dass sie quergestreift sind und dass jedes Myonem der ganzen Länge nach rechts und links von einem feinen Kanälchen begleitet wird.

Sehr complicirt ist das System der Myoneme nach den ausserordentlich minutiösen Untersuchungen von Entz (1891—1892) bei den Peritrichen, speciell bei den Vorticellen. Indem wir für die Einzelheiten (u. A. auch subtile Beobachtungen über die Structur der Pellicula, des Ekto- und Endoplasmas und des Stieles) auf dessen Originalabhandlung verweisen, wollen wir hier nur einige Hauptresultate der Untersuchung der Myoneme hervorheben.

Es existiren zwei Systeme von Myonemen, von denen das eine im Ektoplasma, das andere im Endoplasma liegt.

A. Das ektoplasmatische System der Myoneme besteht aus 4 Schichten, die wir in der Reihenfolge von aussen nach innen aufzählen.

a) Die äussere Ringfaserschicht. Sie wird von einer einzigen Myonemfaser gebildet, welche in einer Schraubenlinie mit dicht gedrängten Umgängen von der Basis des Stieles bis zum Centrum der Wimperscheibe verläuft.

b) Die äussere Längsfaserschicht, aus dicht nebeneinander verlaufenden Fasern gebildet, die ebenfalls vom Stielende bis zum Mittelpunkt der Wimperscheibe hinziehen. Auf der Scheibe sind sie selbstverständlich radiär angeordnet.

c) Die inneren Ringfasern bilden keine zusammenhängende Schicht, sondern sind nur an dem die Mundscheibe umgebenden Peristomwall (als Sphinkter) und an der hinteren Ringfurche entwickelt.

d) Die innere Längsfaserschicht (Fig. 56, p. 32) zeigt dieselbe Anordnung wie die äussere, nur dass die einzelnen Fasern viel weiter voneinander abstehen. Da, wo der Körper sich in den Stiel fortsetzt, vereinigen sich alle Fasern dieser Schicht bei den Vorticelliden mit contractilem Stiel zu einem einheitlichen Faserbündel, dem sogenannten Stielmuskel, welcher im Innern des hohlen Stieles in einer sehr gestreckten Schraubenlinie bis zu dessen festgeheftetem Ende verläuft.

Zu den Peritrichen mit contractilem Stiele gehören die Gattungen Vorticella, Carchesium und Zoothamnium. Die erstere Gattung ist einzellebend, die letzteren beiden bilden baumförmig verästelte Colonien. Der Stielmuskel geberdet sich bei diesen letzteren verschieden. Bei Carchesium verhalten sich jeweilen die bei der Theilung eines Individuums entstehenden Tochterindividuen so, dass das eine den alten Stiel

beibehält und ihn nur verlängert, während das andere einen neuen Stiel und Stielmuskel bildet. Der Stielmuskel geht also nicht continuirlich durch alle Verzweigungen des Stieles hindurch. Bei Zoothamnium hingegen theilt sich bei der Theilung der Individuen der Stielmuskel ebenfalls, so dass er zusammenhängend ohne Unterbrechung durch sämmtliche Verzweigungen des Stieles hindurchzieht, die sich alle gleichzeitig contrahiren.

B. Das endoplasmatische System von Myonemen besteht aus Fasern, die im Endoplasma von der Wimperscheibe gegen den Cytopharynx verlaufen. Sie functioniren als Retractoren der Wimperscheibe.

Fig. 134.

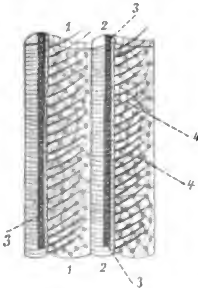


Fig. 135.

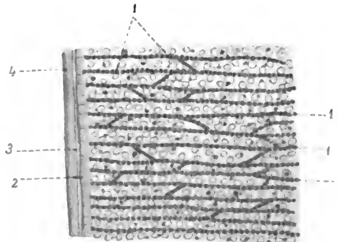


Fig. 134. **Kleine Stücke zweier Körperstreifen von Stentor coeruleus** EHRBG. *1* Die cilienlosen sogenannten Rippenstreifen mit blauen Körnchen in der Alveolarschicht, *2* die farblosen Zwischenstreifen; unter jedem Zwischenstreifen eine contractile Fibrille (Myonem) *3*, am Rande jedes Zwischenstreifens, dicht neben der Fibrille je eine Cilienreihe *4*. Am oberen Rande sieht man die beiden Streifen im Querschnitt. Nach BÜTSCHLI und SCHEWIAKOFF in LEUCKART's Wandtafeln, Tafel 65.

Fig. 135. **Clepsidrina munieri** SCHNEID. Stück der Oberfläche, $^{1500}/_{1}$. *1* Myoneme, anastomosirend, *2* Ektoplasma, *3* Gallertschicht, *4* Pellicula. Nach SCHEWIAKOFF 1894.

Die Myoneme der Gregarinen Fig. 135. Die tiefere Schicht des Ektoplasmas differenzirt sich wohl bei allen Gregarinen zu Myonemen, die, als äusserst feine Fasern dicht gedrängt angeordnet, eine Ringfaserschicht bilden. Diese scheint in manchen Fällen (ähnlich wie bei Vorticella) aus in Schraubenlinien verlaufenden Fasern zu bestehen. Sehr verbreitet sind Anastomosen zwischen benachbarten Fasern. Die Fasern erscheinen häufig quergestreift, indem stärker und schwächer das Licht brechende Partien an ihnen alterniren; sie liegen in kleinen Kanälchen. Am Epimerit (wo ein solcher vorkommt) fehlen sie. Der Gregarinenkörper kann vermöge der Contraction seiner Myonemen wurmförmige (peristaltische) Bewegungen ausführen.

II. Die Myophrisken der Acantharien. Die radiären Stacheln der Acantharien sind an der Stelle, wo sie aus dem Calymma hervortreten, von einer Fortsetzung dieser Gallertschicht wie von einer

Scheide umgeben. Das Protoplasma an der Oberfläche des Calymma setzt sich auch auf diese Gallertscheide fort und differenzirt sich hier zu contractilen Fäden, den **Myophrisken** (Fig. 136), die zu 8—30 im Kranze um den Stachel herum angeordnet sind. Ihr distales Ende ist am Stachel befestigt, ihr Proximalende an der Oberfläche des Calymma. Bisweilen sind sie um den Stachel herum zu einem contractilen Hohlkegel verschmolzen. Auf Reiz hin ziehen sie sich rasch und plötzlich

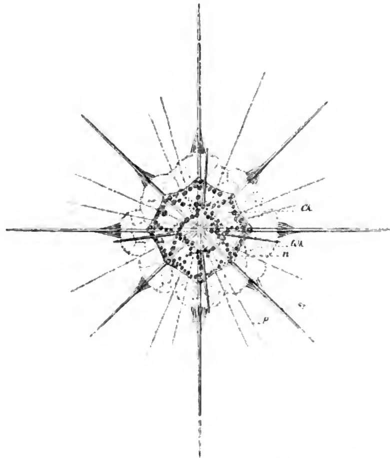


Fig. 136. **Acanthometra elastica** HAECKEL. Länge der Stacheln 0,3 bis 0,6 mm. *Ck* Centralkapsel, *Wk* extracapsularer Weichkörper (Calymma), *n* Kerne, *St* Stacheln, an ihrer Basis je ein Myophriskenkranz, *P* Pseudopodien. Aus R. HERTWIG's Lehrbuch der Zoologie.

zusammen, wobei sie jedenfalls, da ihr distales Ende an den Stacheln befestigt ist, auf das Calymma einen Zug nach aussen ausüben. Dabei tritt in das sich ausdehnende Calymma wahrscheinlich Wasser ein. Es erfolgt Verminderung des specifischen Gewichtes. Demnach wären also die Myophrisken der Acantharien hydrostatische Organellen.

Anhang zu Abschnitt IX.

Die gleitende Vorwärtsbewegung der Gregarinen.

Die Bewegungen der Gregarinen sind von zweierlei Art, erstens Bewegungen, die von Gestaltsveränderungen begleitet sind; diese werden durch die Contractionen der **Myoneme** (vide p. 125) hervorgerufen.

Zweitens vermögen die Gregarinen ohne irgendwelche Gestaltsveränderung, und ohne dass dabei die Thätigkeit irgendwelcher besonderer motorischer Organellen beobachtet werden könnte, gleichsam mühelos, langsam und stetig, immer mit dem Vorderende voran, dahinzugleiten.

SCHEWIAKOFF hat 1894 nach der Ursache dieser Bewegung geforscht und darüber bei Clepsidrina munieri SCHNEID. Folgendes ermittelt.

Die Cuticula des Körpers zeigt eine Längsstreifung, die dadurch hervorgerufen wird, dass convex vorspringende Längswülste (Rippen-

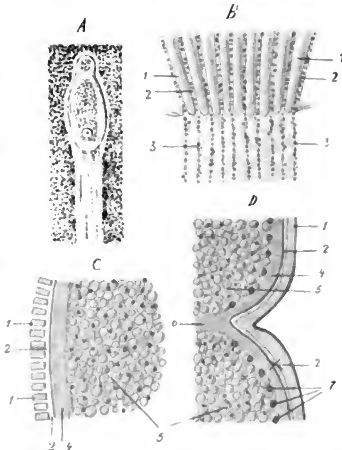


Fig. 137. **Clepsidrina munieri** SCHNEID. *A* In Bewegung begriffene Gregarine, welche in fein zerriebener Tusche eine Gallertspur hinterlässt, $^{100}/_{1}$. *B* Hinteres Körperende der Gregarine — die Rippenstreifen (*1*) und die dazwischen liegenden Furchen (*2*), sowie das Austreten von Gallertfäden (*3*) zeigend, $^{3000}/_{1}$. *C* Stück eines Querschnittes und *D* eines Längsschnittes, $^{2000}/_{1}$. *1* Cuticula (Rippenstreifen), *2* Gallertschicht, durch die Furchen (Poren) nach aussen offen, *4* Ektoplasma, *5* Endoplasma, *6* Fortsetzung des Ektoplasma, die Scheidewand zwischen Protomerit und Deutomerit bildend, *7* Myoneme. Nach SCHEWIAKOFF 1894.

streifen) mit dazwischen liegenden Furchen regelmässig alterniren (Fig. 137 *B*, *C*, *D*). Aus dem Grunde der Furchen tritt bei der erwähnten Locomotion ein schleimiges Secret hervor, das in den Furchen in Form von allmählich erstarrenden Schleimfäden nach hinten abfliesst. Alle die Schleimfäden bilden hinter dem Körper einen hohlen Gallertstiel. (Fig. 137 *A*), der bei fortschreitender Ausscheidung immer länger wird und dabei, sich selbst mit der Unterlage verklebend, die Gregarine vorwärts schiebt.

Dieser Schleimstiel kann als von der Gregarine hinterlassene helle Schleimspur dann leicht beobachtet werden, wenn man die Culturflüssigkeit der Gregarinen mit sehr fein geriebener Tusche, Sepia oder Carmin färbt. Der abgesonderte Schleim rührt wahrscheinlich von einer zwischen Cuticula und Ektoplasma zur Zeit der Bewegung immer nachweisbaren dünnen Schicht von Schleim her, aus welcher er vermuthlich durch, den Längsfurchen in der Cuticula entsprechende, Längsspalten hervortritt.

SCHEWIAKOFF hat berechnet, dass die Exemplare der untersuchten Gregarine bei lebhafter Bewegung den Weg von 1 mm in 3 Minuten

zurücklegten (bei gewöhnlichem Tempo in 10, bei langsamer Bewegung in bis zu 25 Minuten).

Eine ganz ähnliche Bewegung und eine ganz entsprechende Ursache derselben hat SCHAUDINN 1900 bei den Sporozoiten und Merozoiten von Coccidien (Coccidium schubergi) beobachtet.

Ueber eine wahrscheinlich von den Amöben bei ihrer Bewegung abgeschiedene klebrige Substanz vergl. die monographische Darstellung dieser Protozoen, p. 38.

X. Ernährungsorganellen.

Wenn wir von denjenigen Flagellaten, die sich in pflanzlicher Weise ernähren, absehen, so können wir innerhalb der Protozoa bezüglich der Ernährung 2 Hauptgruppen unterscheiden: auf der einen Seite die Sporozoa, auf der anderen Seite alle übrigen Protozoa.

Die Sporozoa, welche endoparasitisch in anderen Thieren leben, besitzen keine besonderen Organellen, weder zur Zufuhr noch zur Aufnahme und Verdauung der Nahrung. Ihre Nahrung besteht in den eiweisshaltigen Körpersäften des Wohnthieres, in denen sie sich aufhalten und die an der ganzen Oberfläche des Parasiten in sein Plasma hinein diffundiren.

Alle übrigen Protozoa sind auf geformte organische, stickstoffhaltige Nahrung angewiesen, die dem Körper zugeführt und in ihm verdaut, d. h. durch die Einwirkung von Verdauungssecreten in Lösung geführt werden muss. Bei allen diesen Protozoen bilden die unverdauten und unverdaulichen Nahrungsbestandtheile Excremente oder Fäcalien, die wieder aus dem Körper entfernt werden müssen. Im Dienste der Ernährung stehen hier nutritive Organellen. Fast immer werden die nach aussen frei vorragenden beweglichen Fortsätze des Körpers, die daneben alle oder zum Theil noch motorische Function haben können, also die Lobopodien, Pseudopodien, Cilien und Flagellen, in den Dienst der Nahrungszufuhr gestellt, oder es tritt bei gewissen Protozoa zwischen den zahlreichen beweglichen Fortsätzen des Körpers eine Arbeitstheilung in dem Sinne ein, dass ein Theil derselben als motorische Organellen zur Locomotion, ein anderer Theil als nutritive Organellen zur Nahrungszufuhr dient.

Unter denjenigen Protozoen, bei denen nutritive Organellen vorkommen, kann man selbst wieder 2 Gruppen unterscheiden.

Die eine Gruppe wird durch die grosse Klasse der Sarcodina gebildet, bei denen die Nahrung an ganz beliebigen Stellen der Oberfläche des Plasmaleibes aufgenommen werden kann und bei denen die Defäcation ebenfalls an den verschiedensten Stellen erfolgt.

Zu der anderen Gruppe gehören die Flagellata, Ciliata und, aber nur bis zu einem gewissen geringen Grade, auch die Suctoria. Bei diesen geschieht die Aufnahme der zugeführten Nahrung und im Allgemeinen auch die Entleerung der Excremente nur an ganz bestimmten, localisirten Körperstellen. Viele dieser Formen besitzen einen nutritiven Organellenapparat, der im Kleinen und Einzelligen an den Organapparat im Grossen erinnert, der bei den Vielzelligen das Er-

nährungssystem zusammensetzt. Besondere Organellen strudeln die Nahrung herbei, besondere Organellen leiten sie zu einem Zellenmund, durch welchen sie in einen Zellenschlund eintritt. Von da in das Plasma eintretend, wird die Nahrung in bestimmten Richtungen im Endoplasma fortgeleitet (Cyclose), und auf jeder Wegstrecke verhält sich das umgebende Protoplasma zu der sich fortbewegenden Nahrung

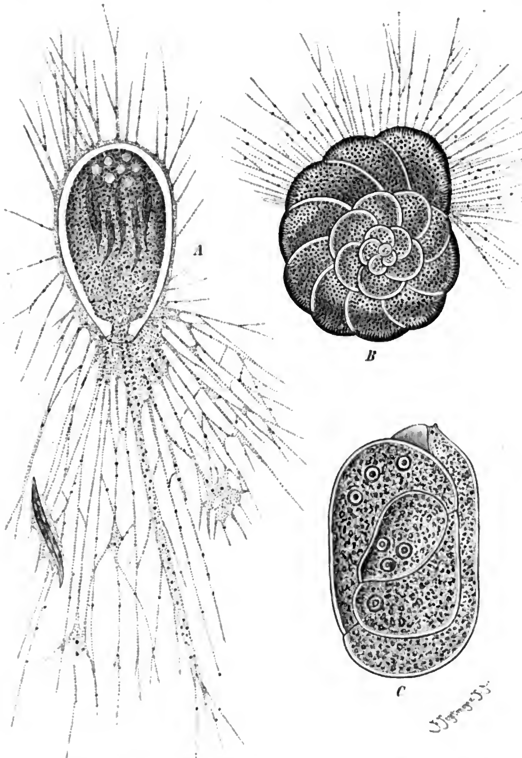


Fig. 138. *A* **Gromia oviformis**, nach M. S. SCHULZE; *B* **Rotalia freyeri**, nach M. S. SCHULZE; *C* **Miliola**, nach R. HERTWIG. Im Inneren des Protoplasmas in den Kammern die Kerne.

physiologisch in ähnlicher Weise verschieden, wie die Wandung des Metazoendarmes in seinen verschiedenen Abschnitten, so, dass man von einer verdauenden, von einer resorbirenden und von einer ausleitenden Wegstrecke sprechen kann. Letztere führt zum localisirten Zellenafter.

A. Sarcodina.

Bei den Amöben wird die Nahrung (Bakterien, Detrituspartikelchen, kleine einzellige Algen u. s. w.), die auf dem Wege angetroffen wird, bei der amöboiden Bewegung durch die Lobopodien umflossen. Dadurch tritt sie ins Endoplasma hinein, wo sie unter Bildung von „Verdauungsvacuolen“ verdaut und nachher resorbirt wird. Die unverdanten Reste werden beim „Fortfliessen“ der Amöbe auf dem Wege zurückgelassen.

Ueber das Nähere, besonders auch den interessanten „Nahrungsimport“ vergleiche die monographische Darstellung der Amöben p. 38—40.

Bei den Foraminiferen, Radiolarien und Heliozoen stehen die klebrigen Pseudopodien im Dienste der Nahrungsaufnahme. Kommt ein Nahrungspartikelchen mit einem der zahlreichen, nach allen Seiten ausstrahlenden Pseudopodien in Berührung, so bleibt es kleben. Durch lebhaftere Körnchenströmung bildet sich an der Stelle eine Ansammlung von Plasma, die das Nahrungskörperchen einschliesst. Benachbarte Pseudopodien entsenden Anastomosen zu der Stelle, mit lebhafter zu ihr hinziehender Körnchenströmung, so dass die Plasma-

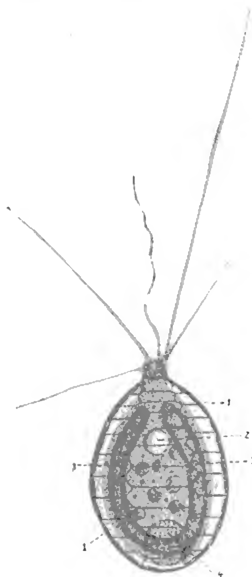


Fig. 139. **Paulinella chromatophora** LAUTERBORN. Länge der Schale 0,02 0,03 mm. Durchmesser 0,015—0,020. *1* Beutel- oder feldflaschenförmige, im Querschnitt kreisrunde Schale, die aus fünf Reihen hintereinander angeordneter sechsseitiger Kieselplättchen zusammengesetzt ist. Aus der etwas halsartig erhabenen, engen Schalenmündung treten die sehr langen, dünnen, zugespitzten, keine Anastomosen bildenden Pseudopodien (Filopodien) hervor. Das mittlere Pseudopod wird gerade unter schlängelnder Bewegung eingezogen. *2* Pulsirende Vacuole, *3* die beiden wurstförmigen, im Leben blaugrünen Chromatophoren, *4* kugliger Kern. Aus zwei Figuren von R. LAUTERBORN 1895 combinirt.

ansammlung noch grösser wird. Unter Umständen kann die ganze Ansammlung mit der umschlossenen Nahrung durch Verkürzung der Pseudopodien an oder sogar in den Plasmaleib zurückgezogen werden. Man vergleiche auch das im Abschnitte „Motorische Organellen" über die Pseudopodien, Filopodien, Axopodien etc. Gesagte.

Bei den Thekamöben und Filosen werden die Nahrungskörper in das von der Schale eingeschlossene Plasma befördert.

Im Jahre 1895 beschrieb LAUTERBORN eine sehr interessante beschalte Sarcodinenform, Paulinella chromatophora (Fig. 139), die zweifellos der Organisation nach als nahe Verwandte von Euglypha und Trinema zu den Filosa gehört, die sich aber ihrer Filopodien nicht zur Nahrungsaufnahme zu bedienen scheint. Wenigstens wurde die Aufnahme von festen Nahrungskörpern nicht beobachtet; sie würde auch angesichts der sehr engen Schalenmündung, wenigstens für grössere Nahrungskörper, nicht gut möglich sein. Dafür hat dieses Lebewesen zwei grosse, wurstförmige, blaugrüne Chromatophoren, so dass die Ernährung wohl in holophytischer Weise erfolgen dürfte.

B. Flagellata.

Ueber die nutritiven Organellen derjenigen Flagellaten, die sich in thierischer Weise von festen Substanzen ernähren, lässt sich nicht viel Allgemeines sagen. Wie bei den Amöben, Foraminiferen, Heliozoen und Radiolarien, so stehen auch bei den Flagellaten die Bewegungsorganellen, also hier die Flagellen, im Dienste der Nahrungsaufnahme. Die winzigen Nahrungspartikelchen werden durch die Bewegung der Geissel an die Geisselbasis, die vorn am Körper liegt, getrieben, wo zu ihrer Entgegennahme und Weiterbeförderung ins Innere des Zellenleibes eine Mundstelle oder geradezu ein Cytostoma mit Cytopharynx oder eine sogenannte Empfangsvacuole vorhanden ist. Die unverdauten Speisereste verlassen den Körper nicht an einer genau localisirten Stelle, wohl aber im Allgemeinen an seiner Hinterseite.

Unter den Euflagellaten schon finden wir verschiedene Verhältnisse. Mastigamoeba kann die Nahrung nach Art der Amöben aufnehmen. Bei anderen Monaden wurde beobachtet, dass sich an der Geisselbasis im Plasma eine Vacuole bildet, die so sehr an die Oberfläche tritt, dass sie eine Hervorwölbung erzeugt. Nahrungspartikelchen, etwa Bakterien, werden durch die Geisselbewegung an die Wand dieser Vacuole, die als Empfangsvacuole bezeichnet wird, getrieben. Dann tritt das Nahrungspartikelchen in die Vacuole ein, und diese entfernt sich als Nahrungsvacuole mitsammt der eingeschlossenen Nahrung in das Endoplasma hinein, wo die Verdauung stattfindet. An der Stelle der alten Empfangsvacuole bildet sich eine neue.

Ganz ähnlich verhalten sich bei der Nahrungsaufnahme die mit den Monaden nahe verwandten Choanoflagellaten, deren Körper vorn einen glashell durchsichtigen, becherförmigen oder hohlkegelförmigen, für die Gruppe durchaus charakteristischen Aufsatz, den Kragen (Fig. 140—142), besitzt. Die überaus dünne und zarte Wand dieses Kragens ist ein Plasmahäutchen. Die Mündung des Kragens kann sich verengern und erweitern; der Kragen ist contractil, er kann sich verkürzen, ja er kann vollständig zurücktreten und wieder hervorwachsen. Auch zitternde oder schwingende Bewegungen wurden an ihm beob-

achtet. Aus seinem Grunde ragt das einzige Geisselhaar hervor. Zwei ineinander geschachtelte Kragen kommen bei den Gattungen Diplosiga und Diplosigopsis (Fig. 140) vor. Verschiedene Beobachter glauben, dass der Kragen bei der Nahrungsaufnahme eine wichtige Rolle spiele, doch gehen ihre Ansichten über seine Betheiligung bei diesem Vorgange weit auseinander. Wenn früher vielfach vermuthet wurde, dass die Nahrung durch die Geissel in das Innere des Kragens hineingetrieben werde, in dessen Grunde ein Cytostoma vorhanden wäre, haben neuere Beobachtungen festgestellt, dass ausserhalb des Kragens, in einiger Entfernung hinter seiner Basis an einer beliebigen Stelle eine Empfangsvacuole gebildet wird, welche die von der Geissel herangeschleuderten Nahrungspartikelchen „verschluckt“ und dann mit ihnen in den Zellleib zurücksinkt.

Fig. 140.

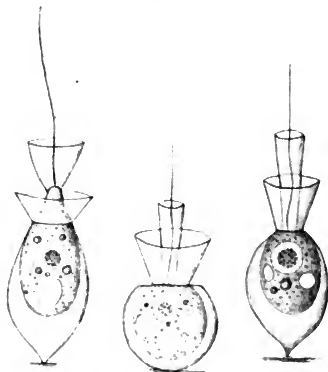


Fig. 141.

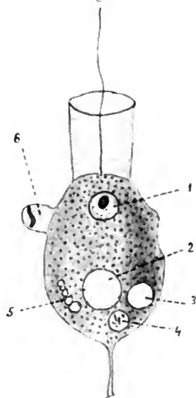


Fig. 140. **Diplosigopsis entzii** FRANCÉ mit dem chitinigen Gehäuse und dem doppelten Kragen. Drei verschiedene Varietäten $^{800}/_{1}$. Nach FRANCÉ 1897.

Fig. 141. **Codosiga botrytis** EHRBG. *1* Kern, *2* nicht pulsirende Hauptvacuole, *3* rechte pulsirende Vacuole, *4* Nahrungsvacuole, *5* linke pulsirende Vacuole, im Begriffe sich aus mehreren kleinen neu zu bilden, *6* nahrungsaufnehmende Empfangsvacuole. Nach FISCH 1885.

Gegenüber dieser Darstellung, die den zuerst von BÜTSCHLI angestellten und dann 1885 von FISCH bestätigten Beobachtungen entspricht, ist zu bemerken, dass neuerdings FRANCÉ (1897) an einer schon 1883 von GÉZA ENTZ vertretenen, durchaus abweichenden Auffassung der Art der Nahrungsaufnahme festhält: Der trichterförmige Kragen wäre nicht eine ringförmig geschlossene, in sich selbst zurückverlaufende Membran, sondern eine Spiraldüte (ähnlich der Spiraldüte des Peristoms von Spirochona), bestehend aus zwei Windungen der Kragenmembran. In der Höhe des Ausgangspunktes der ersten Kragenwindung angelangt, würde

die zweite Windung (an der Aussenseite der ersten) am Körper herabsteigen. Die Nahrungspartikelchen (hauptsächlich Bakterien) gleiten nach dieser Ansicht in der gewöhnlich ganz engen Spalte zwischen der äusseren Windung und der inneren Windung resp. dem Körper hinunter, indem sich die Membran der äusseren Windung zugleich fortschreitend abhebt und so das vorübergehende Bild einer Empfangsvacuole vortäuscht. Am Ende der Spirale, im tiefsten Grunde der Spalte, tritt die Nahrung in das weichflüssige Plasma des Körpers ein und mit ihr ein sie umhüllender Wassertropfen, der, indem er sich ablöst, eine Nahrungsvacuole bildet.

Fig. 142.

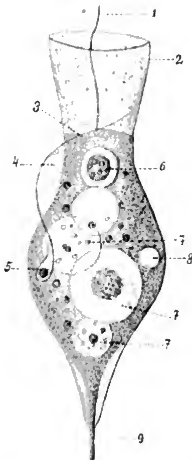


Fig. 143.

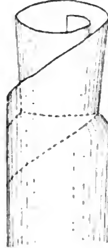


Fig. 142. **Codonosiga botrytis** J. Cl. Combinirt aus mehreren Zeichnungen, nach Francé 1897 (bis 30 μ. ohne Stiel). *1* Geissel, *2* Kragen, *3* Fortsetzung desselben (dütenförmig) zur Bildung der scheinbaren Schlingvacuole *4*, *5* Einsenkung im hintersten Grunde der Düte, mit aufgenommener Nahrung, *6*, *7* Nahrungsvacuolen, *8* pulsirende Vacuole, 9 Stiel.

Fig. 143. **Schema** zum leichteren Verständniss **des Kragenbaues** im Sinne von Francé 1897.

„Dieser Vorgang des Ablösens und der Bildung von Vacuolen, dieses „„Eintröpfeln““ der Nahrung bietet das Bild einer verschwindenden und sich wieder erneuernden Vacuole, das heisst einer contractilen Vacuole und dies ist auch die von einem grossen Theil der Forscher erwähnte zweite Vacuole.“

Der Verfasser des Lehrbuches muss offen gestehen, dass er von der Richtigkeit dieser Auffassung, deren Verständniss durch die Figg. 142 u. 143 erleichtert wird, nicht ganz überzengt ist, und dass er noch genauere Beobachtungen für erforderlich hält. Empfangsvacuolen werden auch bei (kragenlosen) Monaden gebildet. Es wäre ferner wichtig, zu erfahren, ob bei den Choanoflagellaten mit doppeltem Kragen z w e i „scheinbare“ Empfangsvacuolen gebildet werden. Wenn die von Fisch publicirte Zeichnung (Fig. 141) genau nach der Natur gezeichnet ist, so lässt sie sich nicht mit der Auffassung von Entz und Francé in Einklang bringen.

Ein, allerdings niedriger, kragenartiger, zarter Saum, welcher wallartig das Vorderende mit der Geissel umzieht, wurde schon früher bei Poteriodendron und erst kürzlich von LAUTERBORN (1899) bei einer anderen neuen Monadenform (Bicosoeca socialis Fig. 26, p. 18) beschrieben und mit Recht als der Vorläufer des typischen Kragens der Choanoflagellaten betrachtet, die mit den Monaden übrigens so nahe verwandt sind, dass man sie einfach als Kragenmonaden bezeichnen könnte.

Kehren wir zu den Euflagellaten zurück.

Bei den Heteromastigoden (Fig. 144) kommt eine localisirte, bisweilen vertiefte, Mundstelle, ein Cytostoma, vor. Es liegt vorn seitlich, unmittelbar vor der Ursprungsstelle der beiden Geisseln. An dieser Stelle ist die Körperoberfläche wahrscheinlich weich und klebrig. Die Polymastigoda haben entweder ein einziges oder ein doppeltes Cytostoma. Im ersteren Falle (Collodictyum, Tetramitus, Trichomonas, Megastoma) liegt es in Form einer ansehnlichen grubenförmigen Vertiefung vorn auf der Bauchseite, im letzteren Falle (Trigonomonas, Hexamitus (Fig. 145), Trepomonas, Spironema) finden sich die

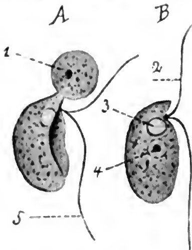


Fig. 144. **Bodo edax** KLEBS. *A* eine Monade verschluckend. *1* Monade, *2* vordere Geissel, *3* contractile Vacuole, *4* Kern, *5* hintere Geissel (Schleppgeissel). Vergrösserung ca. $^{1500}/_1$, nach KLEBS 1892/93.

beiden grossen Mundgruben an zwei gegenüberliegenden Körperseiten (z. B. die eine rechts, die andere links), und dementsprechend sind auch die Flagellen in zwei Gruppen vertheilt, die mit den Mundgruben in enger Beziehung stehen.

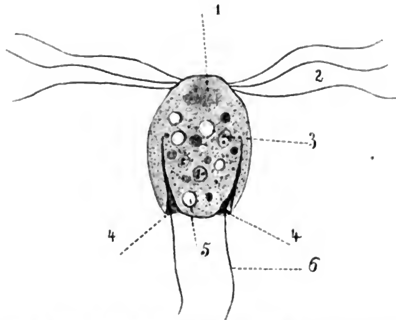


Fig. 145. **Hexamitus inflatus** DUJARDIN. Länge 13 — 25 μ, Breite 9—15 μ. *1* Lage des Kerns, *2* vordere Geisseln, *3* Nahrungsvacuolen, *4* Mundspalten, *5* contractile Vacuole, *6* hintere Geisseln. Vergrösserung $^{1300}/_1$, nach KLEBS 1892/93.

Die Euflagellatenordnung der **Euglenoiden** enthält vorwiegend Formen, die sich nicht in thierischer Weise durch Aufnahme fester (geformter) Nahrung ernähren, sondern **saprophytisch**, durch Aufnahme gelöster, organischer Nahrung durch die Oberfläche oder **holophytisch**, wie die grünen Pflanzen, die mit Hülfe ihres Chlorophylls Kohlensäure zersetzen und den Kohlenstoff zum Aufbau von Paramylum verwenden. Nur die Peraneminen (Peranema, Euglenopsis, Heteronema, Dinema) ernähren sich in rein thierischer Weise, während es bei den Astasinen nicht sicher ist, ob sie neben saprophytischer Ernährung gelegentlich auch feste Nahrung aufnehmen. Das Merkwürdige ist nun, dass alle Eugleniden, nicht nur die animalischen, sondern auch die saprophytischen und holophytischen, einen im Allgemeinen recht ansehnlichen **Cytopharynx** besitzen (Fig. 146), der, von einer Fortsetzung der Körperpellicula ausgekleidet, sich ziemlich tief einsenkt und aus seinem Grunde oder von seiner Wand das Flagellum hervortreten lässt. Wozu der Cytopharynx bei den saprophytischen und holophytischen Formen dient, ist noch unsicher. Bei der Besprechung der pulsirenden Vacuole wird gezeigt, wie er zur Entleerung des Vacuoleninhaltes benutzt wird. Der Cytopharynx der Peranemen complicirt sich durch das Auftreten von zwei nebeneinander liegenden Stäbchen von erhärtetem Plasma, die von seinem Grunde tief nach hinten in das Endoplasma hineinragen (Fig. 146 *C*). Sie sollen etwas vorgestreckt werden können und bei der Nahrungsaufnahme Verwendung finden.

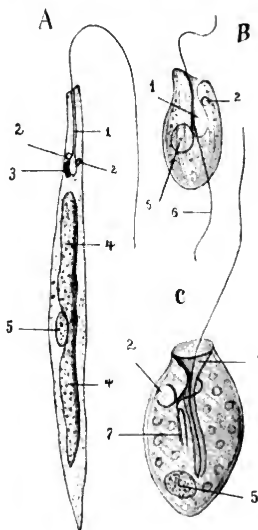


Fig. 146. *A* **Euglena elongata** SCHEWIAKOFF. 0,064 mm lang, 0,005 bis 0,006 mm breit. *B* **Marsupiogaster striata** SCHEWIAKOFF. 0,027 mm lang, 0,015 mm breit. *C* **Urceolus cyclostomus** STEIN. Vergrösserung $^{1100}/_{1}$. *1* Schlundeinsenkung, *2* pulsirende Vacuolen, *3* Stigma (rother Pigmentfleck), *4* Chromatophor (grüner Farbstoffkörper), *5* Kern, *6* hintere Geissel, *7* Staborgan. *A* und *B* nach SCHEWIAKOFF 1893; *C* nach KLEBS 1892/93.

Bei den grün gefärbten **Phytoflagellaten**, die sich holophytisch und saprophytisch ernähren, fehlen demgemäss besondere Organellen für die Nahrungszufuhr. Immerhin ist sicher festgestellt, dass gewisse Phytoflagellaten, z. B. Chrysomonadinen, nebenbei auch thierische Ernährung zeigen können. Die Nahrungsaufnahme geschieht

dann durch Empfangsvacuolen. Die Thatsache, dass niedere Flagellaten sich abwechselnd oder gleichzeitig saprophytisch, holophytisch und animalisch ernähren können, ist von grosser Bedeutung, indem sie zeigt, dass auch das letzte Kriterium der thierischen oder pflanzlichen Natur bei den Einzelligen versagen kann (KLEBS 1892; H. MEYER 1897).

Bei den Dinoflagellaten findet sich an der Geisselbasis in der Längsfurche eine schlitzförmige Oeffnung im Panzer, die Geisselspalte. Ob durch diese Oeffnung geformte Nahrung aufgenommen werden kann, ist unsicher; sicher hingegen ist die holophytische Ernährungsweise der grossen Mehrzahl der Dinoflagellaten.

Nur bei einer einzigen Dinoflagellatenform ist bis jetzt animalische Ernährung nachgewiesen, nämlich bei Gymnodinium hyalinum SCHILLING, das der Chromatophoren entbehrt. SCHILLING hat (1891) beobachtet, dass diese Form bei der Nahrungsaufnahme in einen amöboiden Zustand übergeht und die Beute (Chlamydomonaden) durch Plasmafäden in das Innere hineinzieht.

Eine interessante Beobachtung machte SCHÜTT 1895 an der marinen Dinoflagellatenform Podolampas bipes. Wenn das Thier einige Zeit unter Deckglas gehalten wurde, so stellte es die regelmässige Locomotion

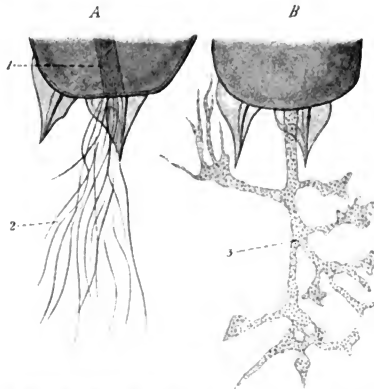


Fig. 147. **Podolampas bipes** STEIN. Es ist nur der hintere Theil des Körpers dargestellt. *A* Ausschleuderung der Fäden (Trichiten?) des Fadenbündels. *B* Amöboides Herausfliessen des Protoplasmas aus der Geisselspalte. $^{430}/_{1}$. Nach F. SCHÜTT 1895.

vermittelst der Geisseln ein und verlor überhaupt die Geisseln gänzlich. Nun wurden die Fäden oder Nadeln des für diese Gattung charakteristischen Trichitenbündels durch die siebartige Durchbohrung der Membran hervorgeschleudert. Erst einzeln, später in Büscheln schossen sie durch das Wasser. Dann trat aus der Geisselspalte eine körnige Plasma-

masse heraus, welche, indem von innen aus der Zelle neue Masse nachströmte, wuchs, sich mehr und mehr verzweigte und amöboid beweglich über das Substrat hinfloss, den übrigen Körper nachschleppend. Die Zweige konnten zu langen, dünnen, oft anastomosirenden Pseudopodien anwachsen.

Obschon alle Dinoflagellaten unter dem Deckglas rasch erkranken und absterben, hält es SCHÜTT doch für möglich, dass der Process der Pseudopodienbildung auch im normalen Leben, vielleicht zur vorübergehenden Anheftung an ein Substrat, eine Rolle spiele. Wir fügen die Frage hinzu, vielleicht auch zur Nahrungsaufnahme?

Cystoflagellaten. Noctiluca (Fig. 121 u. 202) ernährt sich animalisch von kleinen, aufgenommenen Nahrungspartikelchen und hat gut ausgebildete nutritive Organellen. Auf der Bauchseite zieht eine Furche von vorn nach hinten, so dass der Körper dadurch wie ein Pfirsich aussieht. Vorn hinter der grossen Bandgeissel und dem kleinen Flagellum ist die Furche besonders tief. Im Grunde dieser schlundförmigen Vertiefung liegt die Mundspalte, eine Unterbrechung der Zellhaut, die der Nahrung den Eintritt in das Protoplasma gestattet. Die Nahrung wird dadurch in die Peristomfurche und ihre Schlundspalte getrieben, dass die Bandgeissel sich von Zeit zu Zeit gegen die Furche hinunterschlägt.

Ueber die Ernährungsorganellen von Leptodiscus ist man noch nicht genügend orientirt.

Wie sich die Catallacten (Magosphaera planula HAECKEL) im Zustande der Colonie ernähren, weiss man nicht. Wenn sich hingegen die Colonie in die Einzelindividuen auflöst, so ernähren diese sich in animalischer Weise, indem sie mit der bewimperten Seite Nahrungspartikelchen aufnehmen. Gehen sie dann in amöboiden Zustand über, nehmen sie nach Art der Amöben die Nahrung vermittelst der Lobopodien auf.

C. Ciliata.

Alle Wimperinfusorien, mit alleiniger Ausnahme der parasitischen Opalinen, besitzen eine localisirte Mundstelle, ein Cytostoma. Nur durch dieses Cytostoma, im einfachsten Falle eine Lücke im Ektoplasma, gelangt die Nahrung in das Endoplasma hinein. Ursprünglich liegt das Cytostoma an dem einen Ende (dem Vorderende) des spindelförmigen, ellipsoiden oder ovoiden Körpers. Doch rückt es bei den meisten Formen vom Vorderende etwas weg: man bezeichnet dann die Seite, auf der es liegt, als die Bauchseite. Dem Cytostoma kommen bei der überwiegend grossen Mehrzahl weitere nutritive Organellen zu Hülfe, die zum Herbeischaffen der Nahrung und zu ihrer Hineinbeförderung in das Endoplasma dienen. Diese Organellen sind im Allgemeinen von dreierlei Natur.

1) Das Cytostoma führt in eine röhren- oder trichterförmige Einsenkung des Ektoplasmas, die als Zellenschlund oder Cytopharynx bezeichnet wird.

2) Die Umgebung des Cytostomas oder des Cytopharynx vertieft sich in grösserer Ausdehnung und bildet das Peristomfeld.

3) In den Dienst der Herbeistrudelung der Nahrung und ihrer Weiterbeförderung in das Endoplasma tritt ein Theil oder tritt die Gesammtheit der ursprünglich motorischen Organellen, d. h. der Cilien, und zwar auf dem Peristomfelde und im Cytopharynx.

Indem solches geschieht, werden die nutritiven Cilien

a) kräftiger und länger oder sie verschmelzen zu Membranellen oder sie bilden undulirende Membranen;

b) sie ordnen sich auf dem Peristomfelde zu einer meist gekrümmten oder spiralig gewundenen Reihe an, der adoralen Zone, die in den Grund des Peristomfeldes, zum Cytopharynx, führt. Die Bewegung der motorischen Organellen dieser Zone (es sind meist Membranellen) befördert die Nahrung zum Schlunde. Am stärksten ausgebildet ist die adorale Zone im Allgemeinen bei den vorübergehend oder dauernd festsitzenden Formen.

Ein localisirter Zellenafter (Cytopyge) dürfte wohl allen Infusorien zukommen. Er liegt als eine, häufig nur im Momente der Defäcation unterscheidbare, Lücke im Exoplasma gewöhnlich in der hinteren Körpergegend.

Wir wollen nun den im Dienste der Nahrungsaufnahme stehenden Apparat bei einigen typischen Vertretern der Hauptabtheilungen der Ciliaten schildern.

a) Holotricha.

Das Genus Holophrya enthält wohl die einfachsten und niedersten Ciliatenformen. Der kurz-ellipsoidische Körper von Holophrya simplex Schew. z. B. ist gleichmässig bewimpert und hat am vorderen Pole ein Cytostoma, weiter aber keine Organellen der Nahrungszufuhr.

Enchelyodon (Fig. 148) ist ebenfalls gleichmässig bewimpert und hat ebenfalls am vorderen Pole ein einfaches Cytostoma. Aber hinter diesem liegt im Plasma ein Bündel von Trichiten (siehe p. 107), die, ausgestossen, die Beute (Euglenen etc.) lähmen, welche sodann von dem sehr erweiterungsfähigen Cytostoma verschluckt wird.

Bei Prorodon (Fig. 149) und einigen Verwandten kommt zum Cytostoma noch ein Cytopharynx hinzu. Er liegt immer noch am vorderen Pole des einaxigen, gleichmässig bewimperten Körpers. Der Cytopharynx ist eine röhrenförmige Ektoplasmaeinsenkung, deren Wand rings herum von dicht nebeneinander liegenden, der Axe parallelen Protoplasmastäbchen gestützt wird. Wahrscheinlich sind die Stäbchen dieses Reusenapparates (Fig. 150) aus Trichiten hervorgegangen.

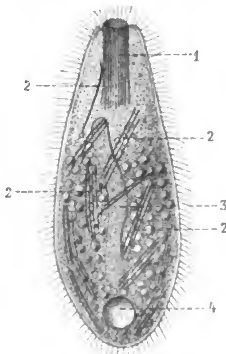


Fig. 148. **Enchelyodon farctus** Clap. u. Lachmann. Länge bis 300 μ. *1* Trichitenbündel, *2* Trichiten, *3* Makronucleus, *4* pulsirende Vacuole. Nach Blochmann, Mikrosk. Thierwelt des Süsswassers, Abth. I, Protozoa, 2. Aufl. 1895.

Einen wichtigen Fortschritt machen N a s s u l a und Verwandte. Typus: N. e l e g a n s EHRBG. (Fig. 151). Der mit einem Reusenapparat ausgerüstete C y t o p h a r y n x ist auf die B a u c h s e i t e des dorsoventral

Fig. 149.

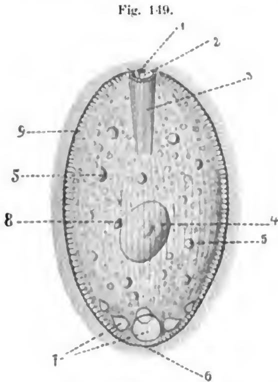


Fig. 150.

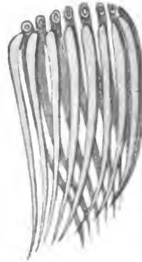


Fig. 149. **Prorodon teres** EHRBG. von der Seite, $^{520}/_{1}$. *1* Cytostoma = Zellenmund, *2* Cytopharynx = Zellenschlund, *3* Reusen-(Stäbchen-)Apparat, *4* Makronucleus, *5* Nahrungskörper, *6* After, Cytopyge, *7* pulsirende Vacuole, Hauptvacuole und Bildungsvacuolen, *8* Mikronucleus, *9* Pellicula mit darunter liegender Alveolarschicht des Protoplasmas. Nach SCHEWIAKOFF 1889.

Fig. 150. **Reusenapparat von Chlamydodon mnemosyne** STEIN in seitlicher Ansicht. Nach v. ERLANGER 1890.

schwach comprimirten Körpers verlagert. Seine Oeffnung liegt etwa am Ende des ersten Körperviertels. Ausser der allgemeinen Körperbewimperung tritt hier zum ersten Male eine adorale Zone starker Wimpern auf, die, vorn auf der Rückenseite beginnend, nach links zieht, dann auf die Bauchseite umbiegt und schief nach innen und hinten zum Munde verläuft.

Der nur während der Entleerung sichtbare Z e l l e n a f t e r (C y t o p y g e) liegt ventral am Hinterende.

Die bis jetzt besprochenen Formen und ihre Verwandten (die sogenannten G y m n o s t o m i d e n) öffnen nur bei der Nahrungsaufnahme den Mund und verschlucken ansehnliche Bissen. Eine zweite Gruppe von Holotrichen, die sogenannten H y m e n o s t o m i d e n, ernährt sich von ganz feiner Nahrung: es sind fast ausschliesslich B a k t e r i e n f r e s s e r. In der Umgebung des Schlundes, in welchem eine u n d u l i r e n d e M e m b r a n auftritt, vertieft sich die Bauchseite, meist einseitig, zu einem P e r i s t o m. Wir haben diese Verhältnisse bei dem bekanntesten Vertreter der Hymenostomata, P a r a m a e c i u m, p. 55 u. ff. schon ausführlich geschildert. Der Mund bleibt bei dieser Gruppe immer offen, und eine ununterbrochen unterhaltene Wasserströmung bringt fast beständig neue feine Nahrung zu ihm hin. Wir wollen hier noch eine Form mit kolossal entwickelter, undulirender Membran im Bilde vor-

Fig. 151.

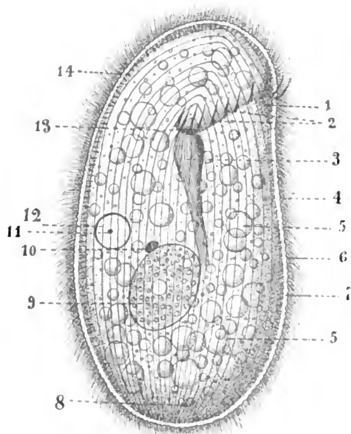
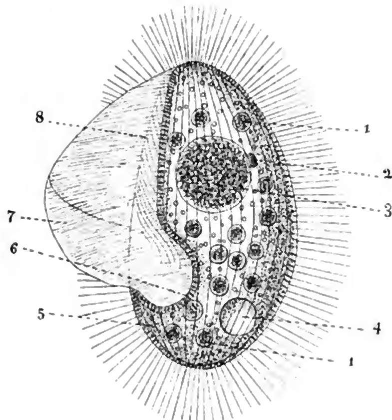


Fig. 151. **Nassula elegans** EHRBG. 0,1—0,14 mm lang und 0,06—0,09 mm breit, von der Bauchseite. *1* Pigmentfleck, *2* adorale Wimperzone, *3* Cytopharynx, *4* Gallertschicht, *5* Nahrungskörper, *6* Pellicula, *7* homogene Schicht des Exoplasmas, *8* Cytopyge (Zellenafter), *9* Makronucleus, *10* Mikronucleus, *11* Porus der pulsirenden Vacuole *12*, *13* Cytostoma (Zellenmund), *14* Trichocystenschicht; nach SCHEWIAKOFF 1889.

Fig. 152. **Pleuronema chrysalis** EHRBG., von der linken Seite. Länge 0,068 bis 0,083 mm, Breite 0,037—0,042 mm. *1* Nahrungsvacuole, *2* Mikronucleus, *3* Makronucleus, *4* pulsirende Vacuole, *5* Cytopyge, *6* Cytopharynx, *7* undulirende Membran, *8* rechtsseitiger Peristomrand, nach SCHEWIAKOFF 1889.

Fig. 152.



führen, Pleuronema chrysalis Ehrbg. (Fig. 152) und aus der Speciesbeschreibung von Schewiakoff (1889) einige Stellen abdrucken: „Fast die ganze Ventralseite (links in der Figur) ist durch ein ansehnliches Peristom ausgehöhlt. Dasselbe beginnt am Vorderende des Körpers und erweitert sich nach hinten. Der hintere Abschnitt des Peristoms ist an der linken Seite sehr stark ausgebuchtet und bildet somit eine grosse und ziemlich tiefe Höhle. Die Mundöffnung ist sehr klein und liegt im hintersten Peristomende, etwas näher zum linken Peristomrande. Ein besonderer Schlund scheint nicht vorhanden zu sein, wenigstens werden die Nahrungsvacuolen stets dicht an der Mundöffnung gebildet. Am linken Peristomrande ist eine lange und hohe undulirende Membran befestigt. Sie beginnt niedrig am Vorderende des Körpers, erhöht sich in der Mittelregion, biegt um den hinteren Peristomrand herum und steigt wieder am rechten empor. Jedoch erstreckt sie sich an diesem nicht weit nach vorn. Auf diese Weise bekommt der hintere Theil der Membran die Beschaffenheit einer weiten tiefen Tasche oder eines Sackes, welcher die hintere Peristomerweiterung überwölbt. Die Membran kann in das Peristom vollkommen eingezogen werden und legt sich dann faltig zusammen. Am vorderen Theile des rechten Peristomrandes, d. h. bis zu der Stelle, wo die undulirende Membran aufhört, sind sehr lange und feine Cilien befestigt; dieselben sind schief nach hinten und nach dem Peristom einwärts gekehrt. Während der Nahrungsaufnahme (Bakterien) wird die undulirende Membran vollkommen ausgespannt, und die am rechten Peristomrande befestigten Cilien wirbeln stark, so dass ein heftiger Wasserstrom zum Munde geht."

b) Hypotricha.

In dieser Abtheilung ist der im Dienste der Nahrungszufuhr stehende Apparat im Allgemeinen sehr complicirt. Wir beschränken uns darauf, ihn bei einer Form, Stylonychia mytilus O. F. M., nach den Angaben von M. Kowalevsky (1882) Fig. 153 u. 154 zu beschreiben.

Vor dem ungefähr in der Mitte der Bauchseite des dorsoventral abgeflachten Körpers gelegenen Mund ist der Körper zu einem dreieckigen Peristom vertieft, so zwar, dass die Spitze des spitzwinkligen Dreiecks beim Munde liegt, die Basis nach vorn und links gerichtet ist. Das Peristom hat einen äusseren oder linken und einen inneren oder rechten Rand.

Der Mund ist erweiterungsfähig. Die Thiere sind so gut wie omnivor.

Der auffälligste Apparat auf dem Peristom nun ist die adorale Zone, aus einer Reihe kräftiger, dreieckiger Membranellen gebildet. Sie beginnt am vorderen rechten Körperrand, zieht diesem entlang nach links und folgt von hier im Bogen der linken Peristomwand bis zum Cytostoma. Der rechte Peristomrand wölbt sich mit einer scharfen Kante oder Schneide gegen das Peristom vor. Auf der dorsalen Seite dieser Schneide verläuft in der Längsrichtung eine wohlentwickelte präorale undulirende Membran. Ihr hinteres Ende setzt sich in den Schlund hinein fort. Die präorale Membran wird in ihrem Verlaufe auf ihrer Ventralseite escortirt von einer Reihe dünner und langer präoraler Cilien, die wie die präorale undulirende Membran nach links in das Peristom vorragen. Auf ihrer Dorsalseite wird sie von einer zweiten, schmäleren, der sogenannten inneren undulirenden Membran begleitet. Links von dieser, aber immer noch

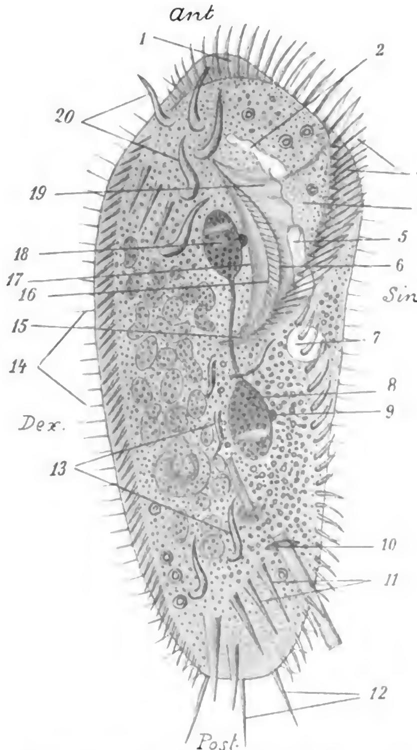


Fig. 153. **Stylonychia mytilus** O. F. M. von der Bauchseite. Länge bis 375 μ. Combinirte Figur, nach STEIN 1859, M. KOWALEVSKY 1882, BÜTSCHLI und SCHEWIAKOFF (in LEUCKART's zool. Wandtafeln).

1 Oberlippe, *2* zuführender Kanal der pulsirenden Vacuole, *3* adorale Membranellenzone, *4* Peristom, *5* zuführender Kanal der pulsirenden Vacuole, *6* rechter, vorspringender Peristomrand, *7* pulsirende Vacuole, *8* hintere Hälfte des Makronucleus, *9* hinterer Mikronucleus, *10* Cytopyge (Zellenafter) auf dem Rücken, aus derselben wird eben eine Bacillariacee entleert, *11* Aftercirren, *12* Schwanzborsten, *13* Bauchcirren, *14* Tastborsten, *15* Cytostom (Zellenmund), *16* präorale Cilienreihe, *17* rechtsseitiger Grund des Peristoms, *18* vordere Hälfte des Makronucleus, *19* präorale undulirende Membran, *20* Stirncirren.

Der rechten und der linken Körperseite entlang je eine Längsreihe von Randcirren. Im Innern des Körpers aufgenommene Nahrung. Der Organellencomplex des Peristoms ist nur theilweise dargestellt, indem die endorale Cilienreihe und die endorale undulirende Membran weggelassen sind. *Ant.* vorn, *Sin.* links, *Post.* hinten, *Dex.* rechts.

weit rechts auf dem Peristomboden, verläuft ferner die endorale undulirende Membran und taucht hinten in den Cytopharynx hinein. Ungefähr in der Mitte des Peristomfeldes zieht schliesslich eine Reihe von kurzen endoralen Cilien von vorn nach hinten, wo sie sich ebenfalls in den Cytopharynx fortsetzt. Détails (über den Peristom-

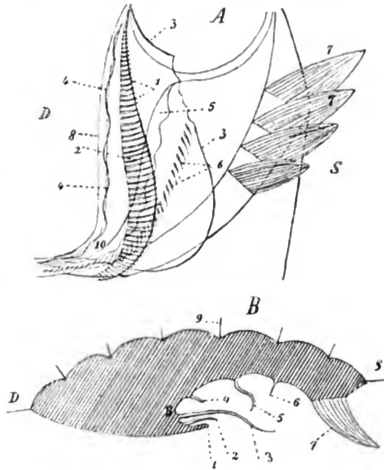


Fig. 154. **Stylonychia mytilus** O. F. M. *A* Ansicht des Peristoms und seines Organellencomplexes von der Ventralseite. Nur die Umrisse gezeichnet. *D* rechte, *S* linke Seite des Peristoms, resp. des Körpers. *1* Der lamellenartig vorspringende rechte Peristomrand, *2* präorale Cilienreihe, *3* präorale undulirende Membran, *4* innere undulirende Membran, *5* endorale undulirende Membran, *6* endorale Cilienreihe, *7* einzelne Membranellen der adoralen Zone, *8* innerster rechtsseitiger Grund des Peristoms, *10* Cytostoma, in den Zellenschlund führend. *B* Idealer Querschnitt durch das Thier in der Gegend des Peristoms. Bedeutung der Verweiszahlen wie bei *A*. *9* Rückenborsten (Tastborsten). Die Bauchcirren sind nicht dargestellt. Nach M. Kowalevsky 1882, unwesentlich verändert.

apparat von Stylonychia pustulata Ehrb.) finden sich auch in der neueren Arbeit von Prowazek (1899), der unter anderem die Angabe macht, dass die präorale Membran von vorn nach hinten ca. 83mal in der Minute undulirt.

c) Heterotricha.

Bei den Heterotrichen ist der im Dienste der Nahrungszufuhr stehende Organellenapparat sehr gut ausgebildet. Wir wollen uns auf einige Beispiele beschränken.

A. Polytricha. Bursaria (Fig. 155 u. 156) hat ein riesig entwickeltes Peristom. Es ist eine tiefe Tasche, die am quer abgestutzten Vorderende des eiförmigen, dorsoventral etwas abgeplatteten Körpers mit weiter Oeffnung beginnt und sich von hier tief in den Körper hinein und weit nach hinten erstreckt. Die vorn breite Mündung zieht auf der Bauchseite, allmählich schmäler werdend, nach hinten, um sich vor dem Beginn des letzten Körperdrittels zu schliessen, während der von hier an geschlossene Peristomsack sich trichterförmig noch weiter nach hinten in den Körper hinein fortsetzt, indem er zugleich nach links umbiegt. Das Cytostom

ist ein langer Spalt, der in der Peristomwand, auf ihrer rechten Seite, von vorn nach hinten zieht bis in die hinterste Spitze des Peristomsackes. Die adorale Zone besteht aus sehr breiten Organellen und durchzieht den ganzen Peristomsack an seiner linken Wand (vergl. BRAUER 1886, SCHUBERG 1887).

Beiläufig sei auch der Nahrung von Bursaria Erwähnung gethan. PROWAZEK beobachtete (1899) in den Nahrungsvacuolen kleine Paramäcien, Vorticellen, Stentor, Flagellaten, Euglenen, Chilomonas paramaecium, Phacus, Synura uvella, Protococcaceen, Navicula, Distoma etc. EHRENBERG hatte auch Rotifer und Philodina angegeben. Die Flagellaten bewegen sich noch ziemlich lange in den Nahrungsvacuolen.

Stentor (Fig. 157) ist das classische Beispiel für eine elegante Ausbildung der adoralen Zone. Der Körper von Stentor ist keulenförmig und wird ansehnlich gross, im ausgestreckten Zustande bis zu 1 mm lang. Man stelle sich nun vor, die frei vorragende Basis des Kegels sei wie von einer normal, d. h. rechts gewundenen Haliotisschale (solche finden sich ja in jeder Sammlung) eingedrückt und zwar mit ihrer (dorsalen) Aussenseite, so bekommt man eine ziemlich exacte Vorstellung von der Conformation dieser Gegend. Die helicoid ausgehöhlte Basis (etwas mehr als ein Umgang) wird als Stirnfeld bezeichnet und ist wie die übrige Körperoberfläche mit Cilien besetzt, die in parallelen Reihen angeordnet sind, welche ungefähr wie die Längsrippen der Ohrmuschelschale verlaufen. Der helicoid in die Tiefe tauchende Apex, welcher die Fortsetzung des helicoiden Stirnfeldes ist, stellt das eigentliche Peristom dar, in dessen tiefstem apicalen Grunde erst das Cytostoma liegt. Die adorale Zone, gebildet von langen, aber schmalen Membranellen, folgt dem ganzen

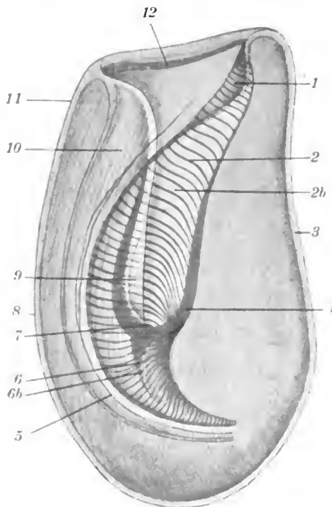


Fig. 155. **Bursaria truncatella** O. F. M. Länge bis 1,5 mm, Süsswasser. Thier von der Ventralseite. Die Cilien an der Oberfläche des Körpers sind nicht dargestellt. Kern und Inhaltskörper ebenfalls weggelassen, auch die Streifungen der inneren Theile. *1* Ausbuchtung der Peristomhöhle am Vorderende, *2* Peristomstreifen, auf denen die Membranellen stehen, *2b* Peristom, *3* Ektoplasma, *4* Peristomband, *5* Mundspalte, *6* hinterer Fortsatz des Peristombandes, *6b* Septum, *7* Peristomwinkel, *8* Ektoplasma, *9* rechter Peristomrand, *10* Peristomplatte, *11* Ectoplasma *12* Querband. Nach A. SCHUBERG, 1887.

Rande des helicoiden Stirnfeldes und setzt sich auch in das enge Peristom fort. Für das Détail vergl. SCHUBERG 1890(91) und H. P. JOHNSON 1893.

Folliculina (Fig. 158) ist ein Stentor, bei dem der die adorale Zone von Membranellen tragende Rand des Stirnfeldes jederseits flügelförmig zu einem ansehnlich grossen, länglich elliptischen Fortsatz ausgewachsen ist.

B) Oligotricha. Unter den verschiedenartigen, zum Theil sehr bizarren Formen dieser nicht sehr homogenen Abtheilung wollen wir zwei herausgreifen.

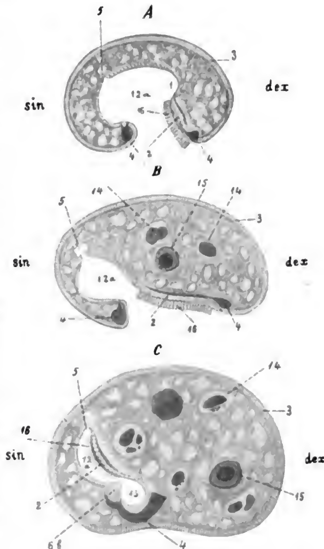


Fig. 156. **Drei Querschnitte durch Bursaria truncatella** O. F. M. *A* Durch den vorderen Körpertheil in der Höhe von Ziffer *11* in Fig. 155. *B* Weiter hinten, etwa am Ende des ersten Körperdrittels. *C* Durch den hinteren Körpertheil, etwas hinter der Ziffer *8* in Fig. 155. *dex* Rechte, *sin* linke Körperseite. Die Bezeichnungen haben die gleiche Bedeutung wie in Fig. 155, ausserdem *12a* Peristomhöhle, *13* Septalraum, *14* Nahrungsvacuolen, *15* Kern, *16* Membranell der adoralen Zone, schematisch eingezeichnet, auf einem Peristomstreifen sich erhebend. Nach SCHUBERG 1887.

Wir schildern zunächst den Apparat nutritiver (und zugleich motorischer) Organellen von Codonella (Tintinnopsis) beroidea STEIN (Fig. 159), eines Vertreters der marinen, pelagischen, mit einer Hülse versehenen Tintinnoiden, deren durch die adorale Membranellenzone bewirkte Locomotion in einem hastigen ungestümen Vorwärtsschwimmen in gerader Linie besteht, wobei der Körper um seine Längsaxe rotirt.

Der im ausgestreckten Zustande kegelförmige, überaus contractile und metabolische Körper ist vorn quer abgestutzt. Die abgestutzte Fläche ist das Peristom- oder Stirnfeld. Es ist an seinem Rande von dem ringförmigen Peristomsaum (wie von einem Ringwall) umgeben, dessen äussere Wand ohne Grenze in die Aussenwand des Körpers übergeht. Der Peristomsaum ist zierlich gelappt, seine innere Fläche wulstig; er ist sehr verengerungs- und erweiterungsfähig. An der inneren Seite trägt er die einfache Spiralreihe der mächtigen adoralen Membranellen, die, 20—30 der Zahl nach, „einen herrlichen Anblick“ gewähren. Diese spiralige Zone ist fast ringförmig geschlossen, indem das Ende des ersten Umganges kaum merklich unter

(hinter) dem Anfang liegt. An dieser Stelle, die links liegt, setzt sich die adorale Zone in eine Spiralreihe kürzerer Membranellen fort, die in eine trichterförmige Einsenkung des Peristomfeldes (präorale Höhle Vestibulum 11) hinuntersteigt bis zum Cytostoma, das in seinem Grunde liegt. Die adoralen Membranellen sollen auch im Leben an der Spitze in äusserst feine Fädchen aufgelöst sein.

Der adoralen Zone entlang, an ihrer Innenseite, und zwar an der Basis des Peristomsaumes, verläuft ein zweiter Kranz kürzerer, dicht stehender, wie die Radien einer Federfahne zusammenhängender, überaus zarter und feiner Cilien, der paroralen Cilien.

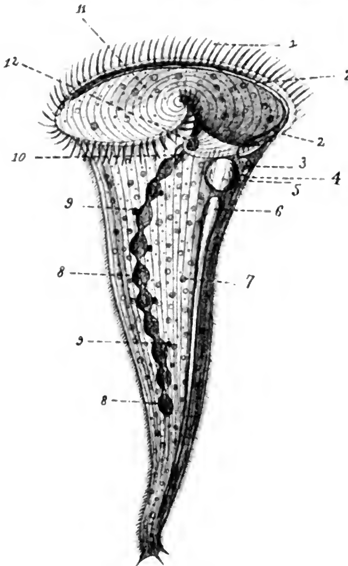


Fig. 157. **Stentor polymorphus** O. F. Müller, Süsswasser. Länge ausgestreckt bis über 1 mm. Nach Stein 1867, verändert von Bütschli und Schewiakoff in Leuckart, Wandtafeln. Das Hinterende mit einigen pseudopodienartigen Fortsätzen festgeheftet. *1* Die adorale Membranellenzone, *2* die vordere zuführende Vacuole, *3* Kothvacuole kurz vor ihrer Entleerung aus der Cytopyge *4*, *5* contractile Vacuole, *6* hintere zuführende Vacuole, *7* Zoochlorellen, *8* perlschnurförmiger Makronucleus, *9* Mikronuclei, *10* Cytopharynx, die Verweislinie geht etwas zu weit, *11* das Stirnfeld, *12* das Cytostoma.

Das Cytostoma führt in einen sanft S-förmig gebogenen Schlund, welcher eine Reihe aufwärts gerichteter, feiner Wimpern trägt, die wahrscheinlich eine Fortsetzung der paroralen Wimperreihe sind.

Der Boden des Peristomfeldes erhebt sich zu einem hügelförmigen Höcker (4), welcher sich einerseits stärker vorwölben, anderseits abflachen, ja sogar trichterförmig einsenken kann.

Das Peristomfeld ist cilienlos.

Bei dieser Gelegenheit sei erwähnt, dass die Körperbewimperung aus wenigen spiralig von vorn nach hinten verlaufenden Reihen von flachen Wimpern (5) besteht, die für gewöhnlich dem Körper glatt angeschmiegt sind. Sie haben mit der schwimmenden Locomotion nichts zu thun, sollen vielmehr nur zum Vor- und Rückwärtskriechen innerhalb der Hülse dienen (Gesa Entz 1884).

Als weiteres Beispiel der Oligotricha wähle ich Ophryoscolex (O. inermis STEIN, O. caudatus EBERL. Fig. 160 A, O. purkynjeï STEIN Fig. 160 B), ein Mitglied der interessanten Fauna von Infusorien, die im Wiederkäuermagen vorkommen und von denen (SCHUBERG 1888, EBERLEIN 1895) vermuthet wird, dass sie bei der Verdauung der Wiederkäuer eine nützliche Rolle spielen, indem sie vielleicht bei der ungeheuren Zahl, in der sie vorkommen, ihrem Wirthe einen Theil der Cellulose in einen leichter löslichen Stoff überführen.

Der Körper ist starr und formbeständig.

Der weite Eingang zum Schlunde findet sich ganz am Vorderende des Körpers. Der Schlund ist langgestreckt trichterförmig und zieht sich bis gegen die Körpermitte nach hinten, indem er sich etwas nach links wendet. Dem Rande des Cytostoma entlang zieht eine ringförmige (oder vielmehr spiralige) adorale Zone von Membranellen; sie beginnt auf der Bauchseite, zieht nach links, dann in einem Bogen über den Rücken, dann wieder auf die Bauchseite, um hier in die Tiefe des Schlundes herunterzusteigen, welcher wohl, so weit die Zone reicht, als vertieftes Peristomfeld zu deuten ist. Parallel mit dem Peristomsaum, an dessen innerer, d. h. der Peristomhöhle zugekehrten Wand die adorale Membranellenzone verläuft, zieht ein zweiter äusserer Peristomsaum, vom ersteren durch eine Furche getrennt. Die adorale Zone kann ganz in den sich schliessenden Peristomtrichter zurückgezogen werden.

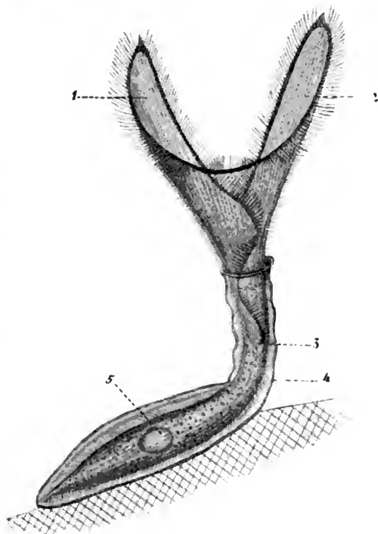


Fig. 158. **Folliculina (Freia) ampulla** O. F. M., von der Rückenseite, schön entfaltet, bis 1 mm lang, marin. *1, 2* Die beiden flügelförmigen Auswüchse des Stirnfeldes, auf welche sich die adorale Membranellenzone fortsetzt, *3* Cytostoma im Grunde des Peristomtrichters, *4* chitinige, flaschenförmige Hülse, in die sich das Thier zurückziehen kann, *5* Kern. Nach STEIN 1867.

Weiter hinten am, im Uebrigen wimperlosen, Körper zeigt sich eine zweite Membranellenzone, die ebenfalls in einer Spirale verläuft,

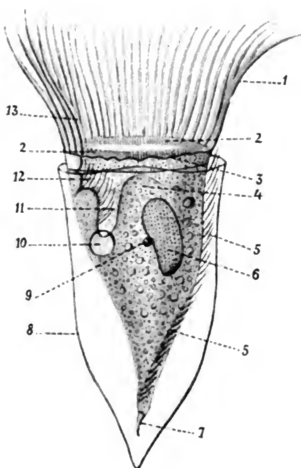


Fig. 159. **Codonella (Tintinnopsis) beroidea** Stein. Länge 0,06—0,08 mm, Breite 0,05—0,06 mm, von der Dorsalseite. *1* Adorale Membranellen, der dorsale Theil des Membranellenkranzes, von Ziffer *13* an, ist weggelassen, *2* parorale Cilien, die sich bei *12* in das Vestibulum (*11*) einsenken, *3* Peristomrand, *4* vorragender Stirnzapfen, *5* eine der Cilienreihen, die am Körper in Spirallinien von vorn nach hinten ziehen; die anderen sind weggelassen, *6* Makronucleus, *7* Fussfortsatz, vermittelst dessen das Thierchen sich im Grund des Gehäuses befestigt, *8* Gehäuse — die mit dem Gehäuse verklebten Fremdkörper, Kieselspicula, Kieselkörnchen u. s. w., sind nicht dargestellt, *9* Mikronucleus, *10* pulsirende Vacuole, *11* Vestibulum, *12* Cilien im Vestibulum, *13* ein adorales Membranell, die Membranellen der Rückenseite sind weggelassen, um die Darstellung der paroralen Cilien (*2*) zu ermöglichen. Nach G. Entz 1884.

welche allerdings keinen ganzen Umgang macht. Sie beginnt links auf der Bauchseite, zieht nach links, dann über den Rücken hinweg nach rechts, dann auf die Bauchseite, auf deren rechter Seite sie aufhört. Anfangs- und Endtheil dieser Zone sind etwas nach vorn umgebogen. Die Membranellenzone erhebt sich an der inneren Wand eines sie in ihrem ganzen Verlaufe begleitenden wulstigen Saumes, so dass eine Rinne oder Furche zu Stande kommt, aus welcher die Membranellen etwas mehr als zur Hälfte hervorragen. Die adorale Zone hat sowohl nutritive als locomotorische Bedeutung, die zweite Zone hingegen nur locomotorische (Eberlein 1895).

d) Peritricha.

Das einfachste Verhalten findet sich bei Trichodina, z. B. Trichodina pediculus (Fig. 161), einer eigenthümlichen, schüssel- bis trommelförmigen Infusorienform, die fast regelmässig auf dem Süsswasserpolypen (Hydra) angetroffen wird, auf dessen Oberfläche das Infusor mit seiner Fussscheibe rasch dahingleiten kann. Der Fussscheibe gegenüber liegt die frei vorragende Peristom- oder Wimperscheibe. Der Rand dieser Peristomscheibe ist mit einer doppelten Reihe von Cilien besetzt. Die äussere besteht aus kräftigeren Wimpern (vielleicht Membranellen), die innere, dicht neben der äusseren verlaufende, aus zarten Cilien. Diese Wimperreihe stellt die adorale Zone dar. Sie ist nicht ringförmig geschlossen, sondern bildet auch hier eine flache Schraubenwindung. Wenn sie, nachdem sie am Rande des Peristomfeldes rechts ventralwärts begonnen, einen

ganzen Umgang gemacht hat, so ist sie etwas **hinter** (oder wenn das Thier wie eine Schüssel steht, **unter**) dem Ausgangspunkt angekommen.

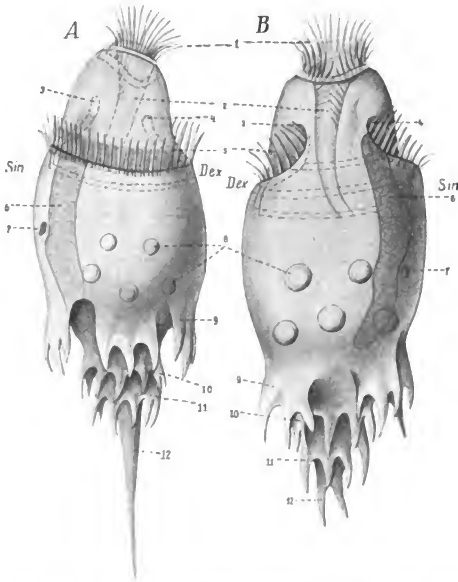


Fig. 160. *A* **Ophryoscolex caudatus** EBERL. ($^{500}/_{1}$), von der Dorsalseite. *B* **Ophryoscolex purkynjeï** STEIN, von der Bauchseite ($^{500}/_{1}$). *Dex* Rechte, *Sin* linke Körperseite. *1* Adorale Membranellenzone, *2* Cytopharynx resp. Peristomeinsenkung, *3*, *4* die beiden Enden des zweiten Membranellenkranzes *5*, *6* Makronucleus, *7* Mikronucleus, *8* pulsirende Vacuolen, *9* erster, *10* zweiter, *11* dritter Stachelkranz, *12* Endstachel. Nach EBERLEIN 1895.

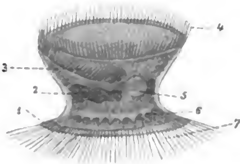


Fig. 161. **Trichodina pediculus** EHRBG. Höhe ca. 70 μ. Ansicht von der Vestibularseite. Nach BÜTSCHLI 1887/89 etwas vereinfacht und schematisirt. *1* Membranöser Saum, welcher die scheibenförmige Basalfläche umzieht, die zu einem saugnapfartigen Haftapparat (*6*) umgebildet ist, *2* Makronucleus, *3* der Theil der adoralen Zone (*4*), welcher in das Vestibulum heruntersteigt, *5* pulsirende Vacuole, *6* Haftapparat, *7* hinterer Wimperkranz.

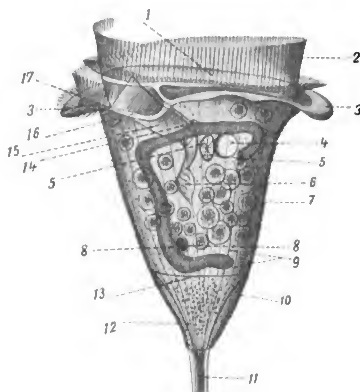


Fig. 162. **Carchesium polypinum** L. (coloniebildende Vorticellide). Einzelnes Individuum von der Ventralseite. Länge des Einzelthieres bis 60 μ. *1* Wimperscheibe, *2* adorale Zone von 2 Reihen von Cilien, die bei *17* endigt, *3* entfalteter Peristomrand, *4* pulsirende Vacuole, *5* Reservoir der pulsirenden Vacuole, *6* Cytopharynx, *7* Nahrungsvacuolen, *8* Mikronucleus, *9* contractile Fibrillen (Myoneme), *10* Pellicula, *11* Bündel contractiler Fibrillen im Stiel (Stielmuskel), das durch Vereinigung der Myoneme *12* entsteht, *13* Ringlinie, an welcher der hintere Wimperkranz entsteht, *14* Cytopyge, *15* Vestibulum, *16* undulirende Membran, *17* Stelle, wo am Rande des Vestibulums angekommen, die adorale Zone der Membranellen aufhört. Die Figur ist etwas schematisirt und combinirt. Nach BÜTSCHLI und SCHEWIAKOFF, aus LEUCKART's Wandtafeln.

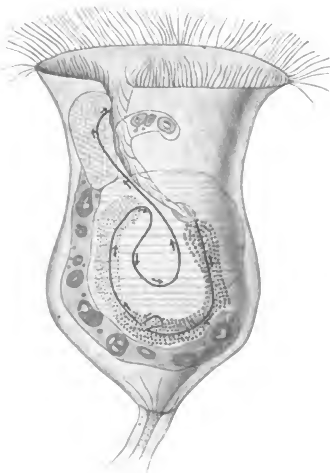


Fig. 163. **Carchesium polypinum L.** Schema des Weges, welchen die aufgenommene Nahrung nimmt, bis zur Verdauung und zur Entleerung der Excremente. Das Nähere im Text. Nach GREENWOOD (1894) aus VERWORN, Allg. Physiol. (1897).

Darauf setzt sie ihren Weg noch eine kurze Strecke weit, bis zur Oeffnung des Vestibulums, fort (vergl. die Vorticellen). Die Windungsrichtung ist der von Stentor entgegengesetzt. Ueber den hinteren Wimperkranz vergl. pag. 116.

Die Vorticelliden (Fig. 162) unterscheiden sich von Trichodina hauptsächlich dadurch, dass der Körper rings um die Peristomscheibe in

Form einer Ringfalte (Peristomsaum), die von der Peristomscheibe durch eine Ringfurche, einen Ringgraben, getrennt ist, vorwächst. Wenn sich das früher besprochene Ringbündel von Myonemen, welches in der Ringfalte liegt, und gleichzeitig auch der Retractor der Peristomscheibe contrahirt, so wird die Ringfalte wie ein Tabaksbeutel über der zurücktretenden Scheibe zusammengezogen. Der Ringgraben ist nicht überall gleich tief. Am flachsten ist er eine Strecke nach dem Ausgangspunkte der adoralen Zone, von da an wird er allmählich tiefer bis zum Ende der Zone, d. h. bis zur Oeffnung des Vestibulums. Das letztere ist eine tiefe Einsenkung in den Körper hinein, in welche sich die Cytopyge und das Reservoir der pulsirende Vacuole öffnen. Beide Cilienreihen der adoralen Zone setzen sich ins Innere dieses Vestibulums fort, die äussere jedoch als undulirende Membran. Erst im Grunde des Vestibulums liegt die Oeffnung des Cytopharynx.

Die Cyclose der Nahrung und die Verdauung sind bei Carchesium polypinum besonders eingehend durch Greenwood (1894) studirt worden. Die beistehende schematische Figur 163 giebt über erstere Aufschluss. Die kleinen Nahrungspartikelchen lösen sich, suspendirt in einer Ingestionsvacuole, vom Grunde des Cytopharynx los. Diese die Nahrung enthaltende Vacuole wandert nun nach hinten (kleine Kreise in der Figur), bis sie, in der Concavität des hufeisenförmigen Makronucleus angelangt, vorläufig zur Ruhe kommt (Kreuzchen in der Figur). Jetzt fängt die Vacuolenflüssigkeit an sauer zu reagiren, worauf die Bewegung der beweglichen Inhaltspartikelchen aufhört und sich sämmtliche enthaltenen Partikelchen und Körnchen plötzlich zu einer festeren Nahrungskugel

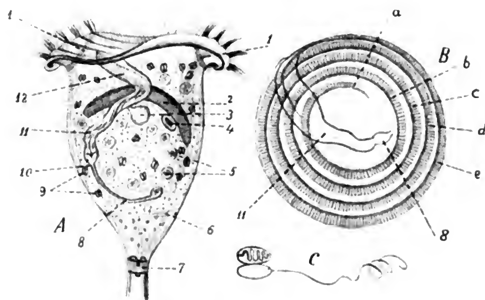


Fig. 164. **Epistylis umbellaria** L. Süsswasser. *A* Individuum einer Colonie mit voll entfaltetem Peristom (Länge bis 140 μ, Höhe der Colonien bis 4 mm), von der Vestibularseite. *B* Ansicht auf die Peristomscheibe, schematisch, um den Verlauf der Windungen *a b c d e* der adoralen Membranellenzone zu zeigen. *C* Ein isolirtes Paar von Nesselkapseln. Die eine im nicht explodirten Zustande mit dem schraubig aufgerollten Faden im Innern; die andere mit ausgeschnelltem Faden. Stärker vergrössert. Nach Bütschli 1889. *1* Die zur Retraction des Peristoms dienenden Myoneme, *2* Makronucleus, *3* pulsirende Vacuole, *4* Mikronucleus, *5* Nahrungsvacuolen, *6* ringförmige Linie, an welcher sich bei der Ablösung der hintere Wimperkranz entwickelt, *7* Stelle, wo die Ablösung erfolgt, *8* der hier sehr deutliche und lange Cytopharynx, *9* Paare von Nesselkapseln, *10* Cytostoma, *11* Vestibulum, *12* undulirende Membran, die in das Vestibulum hinuntersteigt.

zusammenballen. Nun wandern die so gebildeten Nahrungsballen in ziemlich bestimmter Richtung (Punkte in der Figur), aber während verschieden langer Zeit, durch das Plasma. Bisweilen werden sie sofort der Einwirkung der Verdauungssäfte unterworfen (die Verdauung kann überall im Endoplasma [wagrechte Striche in der Figur] stattfinden); bisweilen aber werden sie unter Rückbildung der sie enthaltenden Vacuolenflüssigkeit aufgespeichert. Bei ihrer späteren Verdauung wird dann wiederum eine neue Vacuole gebildet. Die Fäcalmassen gelangen (kreuzweise schraffirte Stelle in der Figur) an eine bestimmte Stelle des Vestibulums, wo sie durch die Cytopyge in dasselbe entleert werden, um von hier nach aussen zu gelangen.

Eine Auswahl der Nahrung findet nicht statt. Alle Körperchen irgendwelcher Art werden eingeführt, vorausgesetzt, dass sie klein genug sind. Alle Körperchen, verdauliche oder unverdauliche, werden zu Nahrungsballen zusammengeschweisst. Doch ist der Aufenthalt der unverdaulichen Ballen ein abgekürzter und neue Vacuolenflüssigkeit wird um sie herum nicht gebildet.

Nicht unerwähnt wollen wir eine Epistylisart, die auch zum Range einer Gattung erhoben worden ist, lassen, nämlich E. umbellaria L., (Fig. 164) bei der die adorale Zone nicht weniger als $4^1/_2$ Umgänge macht.

Im Gegensatz zu Trichodina und den Vorticelliden besitzen einige andere Peritrichen eine adorale Zone, die in der Richtung derjenigen von Stentor, also rechts gewunden ist. Bei Spirochona gemmipara STEIN bildet der membranöse Peristomrand eine etwa in zwei Umgängen aufgerollte, zarte und durchsichtige Düte. Das äussere und zugleich hintere Ende dieser dütenförmigen Membran (ihr rechter Rand) ist nach innen eingebogen. An ihrer Innenfläche zieht eine adorale Zone zarter Wimpern zu dem im Grunde der Düte gelegenen Cytostoma und Cytopharynx hin. Sonst hat das Thier keine Wimpern.

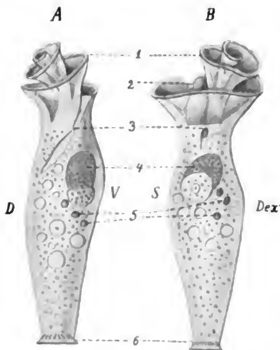


Fig. 165. **Spirochona gemmipara** STEIN, von den Kiemenanhängen des Gammarus pulex. *A* Von der rechten Seite; *B* von der Rückenseite. Länge des Körpers bis 0,12 mm. *D* Dorsalseite, *V* Ventralseite, *S* linke, *Dex* rechte Körperseite, *1* Spiraltrichter des Peristoms, *2* Falte des Peristoms, *3* Cytostoma, *4* Makronucleus, *5* Mikronuclei, *6* basale Anheftungsplatte. Nach R. HERTWIG 1877.

ROMPEL hat (1894) unter dem Namen Kentrochona nebaliae ein interessantes, auf den Thorakalfüssen von Nebalia sitzendes Infusor beschrieben. Das Thier ist dorsoventral abgeplattet und liegt mit der einen Fläche, der Bauchfläche, der Unterlage auf. Vorn auf dem Körper erhebt sich, durch einen kurzen und engen Hals abgesetzt, eine grosse, trichterförmige Peristommembran. Auch dieser Peristomtrichter ist dorsoventral comprimirt. Ihm sind zwei dorsale und zwei ventrale hyaline Stacheln aufgepflanzt. An der Innenfläche des Peristomtrichters, nicht

weit von seinem Rande, verläuft ein ringförmig geschlossener Kranz kräftiger Wimpern, und hinter diesem Kranze finden sich bis in den Grund noch feinere Wimpern. Im hintersten Grunde des Trichters liegt die enge Oeffnung des ebenfalls engen Cytopharynx.

Doflein (1897) hat K. nebaliae nachuntersucht und die Gestalt des Trichters viel mannichfaltiger gefunden als Rompel. An der ventralen Wand des Trichters fand er fast immer zwei, bald nach innen, bald nach aussen gerichtete Falten. Nach ihm ist das Vorkommen von nur zwei ventralen, an der Aussenseite des Trichters gelegenen Stacheln das normale.

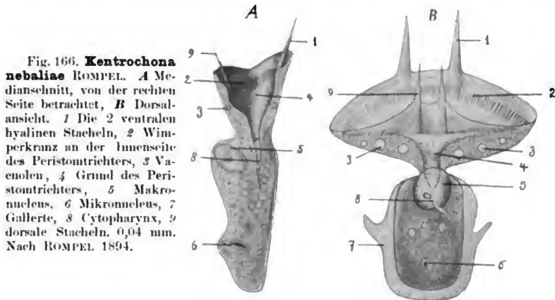


Fig. 166. **Kentrochona nebaliae** Rompel. *A* Medianschnitt, von der rechten Seite betrachtet, *B* Dorsalansicht. *1* Die 2 ventralen hyalinen Stacheln, *2* Wimperkranz an der Innenseite des Peristomtrichters, *3* Vacuolen, *4* Grund des Peristomtrichters, *5* Makronucleus, *6* Mikronucleus, *7* Gallerte, *8* Cytopharynx, *9* dorsale Stacheln. 0,04 mm. Nach Rompel 1894.

D. Suctoria.

Die Ernährungsorganellen der Suctoria sind ihre Saugfüsschen, auch einfach Tentakel genannt. (Vergl. Fig. 167, Fig. 60 pag. 34 Fig. 195). Es sind dies am freien Ende offene, röhrenförmige, also innen hohle Fortsätze des Körpers, d. h. seines Exoplasmas, deren Länge im Allgemeinen dem Durchmesser des Körpers nahe kommt. Die Saugfüsschen sind bald unregelmässig und allseitig zerstreut angeordnet, bald sind sie auf den Vordertheil des Körpers beschränkt, und häufig stehen sie gruppenweise beisammen. Nach der Form hat man unterschieden Saugtentakel (cylindrisch,

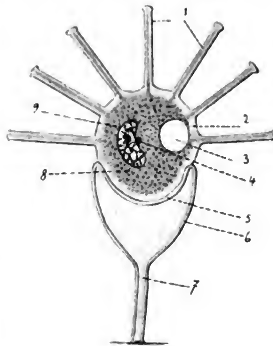


Fig. 167. **Schema eines Suctoriums.** *1* Saugröhrchen, Saugtentakel (sie sind in Wirklichkeit im Verhältniss zum Zellleib nie so dick), *2* Ektoplasma, *3* pulsirende Vacuole, *4* Mikronucleus, *5* vordere concave Wand des hohlen Gehäuses *6*, in welchem der Körper wie ein Ei in einem Eierbecher ruht, *7* hohler Stiel des Gehäuses, an der Unterlage befestigt, *8* Endoplasma, *9* Makronucleus.

am Ende meist geknöpft) und Greiftentakel (ungeknöpft, gegen das freie Ende sich verjüngend, von sehr verschiedener Länge, oft bedeutend länger als die mit ihnen zusammen vorkommenden Saugtentakel, Fig. 60 pag. 34). Doch ist diese Unterscheidung von geringer Bedeutung und betrifft vor allem nicht die Function.

Die Tentakel sind nicht unbeweglich: sie können sich krümmen, sie vermögen die Richtung, in der sie vom Körper abstehen, zu verändern, sie können langsam eingezogen werden und wieder hervortreten. Brüsk sind die Bewegungen nie.

Die Tentakel sind höchst wahrscheinlich klebrig. Ob sie Theile enthalten, die lähmend wirken, weiss man nicht. Wenn Beute (Ciliaten, einzellige Algen) an ihnen kleben geblieben ist, so neigen mehrere benachbarte Tentakel zusammen, um sie festzuhalten, und dann sieht man, wie das Plasma der Beute durch die hohlen Saugfüsschen hindurch in den Körper des Suctoriums hinüberströmt.

Es ist hier der Ort, der Arme von Dendrocometes (das Thier lebt auf den Kiemenblättchen von Gammarus) zu gedenken (Fig. 168). Der Körper verlängert sich in meist vier ansehnliche Fortsätze, Arme ge-

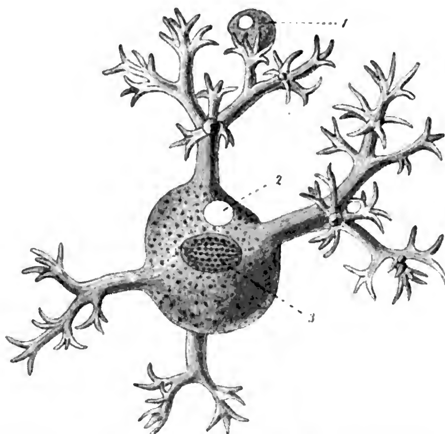


Fig. 168. **Dendrocometes paradoxus** STEIN, mit einem gefangenen Infusor *1*. *2* Pulsirende Vacuole, *3* Kern. $^{600}/_{1}$. Nach A. WRZEŚNIOWSKI 1877 unwesentlich modificirt.

nannt. Jeder Arm theilt sich zwei- bis dreimal in je drei Aeste. An den Endzweigen stehen 3—4 kegelförmige Greiftentakel. Die Arme sind nicht absolut starr, sondern sie können ähnliche Bewegungen ausführen,

wie die Saugfüsschen. Sie werden von feinen Kanälchen durchzogen, von denen je eines zu einem Tentakel geht und sich in dessen Kanal fortsetzt. Man könnte die Arme fast als ein System miteinander verschmolzener, sehr langer Saugfüsschen auffassen, die sich in ihrem centrifugalen Verlaufe successive wieder voneinander frei machen, so dass am Ende ein jedes wieder isolirt ist. Näheres vornehmlich bei PLATE 1886.

Anders ist Dendrosoma aufzufassen, eine prächtige Suctorienform von ansehnlicher Grösse (Fig. 98, pag. 85.) Ein Wurzelgeflecht ist an einer Unterlage befestigt, und aus ihm erhebt sich ein kleiner Wald wenig verästelter Stämmchen. An dem Ende eines jeden Zweiges sitzt ein Büschel von geknöpften Saugtentakeln. Die Stolone, Stämme und Zweige sind hier keine Arme im Sinne von Dendrocometes, sondern sie sind der verzweigte Körper selbst. Der Kern folgt allen Verzweigungen.

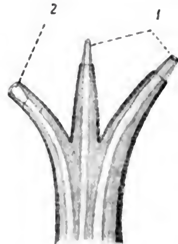


Fig. 169. **Dendrocometes paradoxus** STEIN. 3 Endzinken (Tentakel) eines Armes, sehr stark vergrössert. *1* Einstülpbare Spitzen der Zinken, bei *2* eingestülpt. Nach PLATE 1886.

XI. Respiratorische und excretorische Organellen.

Im Allgemeinen geschieht die Respiration und Excretion bei den Protozoa an der Oberfläche des einzelligen Körpers. Dabei wird vor allem die Respiration unterstützt und erleichtert durch das Spiel der verschiedenen motorischen und nutritiven Organellen (Lobopodien, Pseudopodien, Cilien, Membranellen, Flagellen, Aufnahme von Wasser durch den Cytopharynx).

Doch sind bei zahlreichen Protozoen bestimmte Organellen vorhanden, die speciell im Dienste der Respiration und der Excretion stehen, es sind die pulsirenden oder contractilen Vacuolen, über die schon bei der monographischen Darstellung von Amoeba und Paramaecium p. 35 u. 55 für diese Formen ausführlich berichtet wurde.

Es handelt sich um Flüssigkeitströpfchen, die, wenigstens bei den

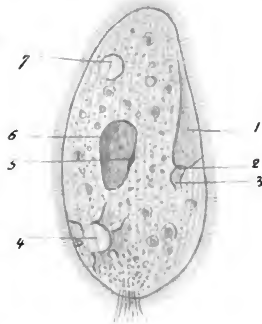


Fig. 170. **Paramaecium putrinum** CL. et L. $^{400}/_{1}$. *1* Peristom, *2* Cytostoma, *3* Cytopharynx, *4* hintere pulsirende Vacuole, von einer Rosette von Bildungsvacuolen umgeben, *5* Mikronucleus, *6* Makronucleus, *7* vordere pulsirende Vacuole. Nach ROUX 1899.

Flagellaten und Ciliaten, immer an bestimmten Stellen des Körpers auftreten, sich vergrössern und sich, wenn sie das Maximum ihres Volumens erreicht haben, durch Contraction des umgebenden, bisweilen verdichteten Protoplasmas nach aussen entleeren, worauf sodann an der Stelle der entleerten, d. h. verschwundenen Vacuole eine neue sich bildet, die das gleiche Schicksal erleidet. Die neue kommt häufig durch Zusammenfliessen inzwischen aufgetretener kleiner Tröpfchen (Bildungsvacuolen) zu Stande.

Die Thätigkeit der pulsirenden Vacuolen steht in der That zweifellos mit der Respiration in Beziehung. Die Flüssigkeit, die in so regelmässigen Intervallen durch sie entleert wird, ist sicherlich fast ausschliesslich Wasser, das von aussen (durch den Cytopharynx oder anderswie) ins Innere des Plasmaleibes gelangte und freien Sauerstoff mitführte. Man könnte sagen, wenn man sich so ausdrücken dürfte, die pulsirende Vacuole sei das Organell der Ausathmung.

Die excretorische Thätigkeit der pulsirenden Vacuolen ist zwar ausserordentlich wahrscheinlich, doch sind die positiven Beweise für diese Function zur Zeit noch sehr spärlich.

Dem bei Amoeba und Paramaecium Gesagten wollen wir hier noch weitere Angaben hinzufügen über das Vorkommen, die Zahl und den Bau der contractilen Vacuolen.

A. Vorkommen.

Im Allgemeinen erfreuen sich die Süsswasserprotozoen des Besitzes pulsirender Vacuolen, viele marine aber nicht. Diese Organellen fehlen ferner fast allen Endoparasiten (allen Sporozoen und den Opalinen). Unter den Sarcodina sind die meisten Lobosa und Heliozoa und manche Filosa durch den Besitz von pulsirenden Vacuolen ausgezeichnet, während sie den Foraminiferen und Radiolarien vollständig zu fehlen scheinen.

Für die Foraminiferen wenigstens ist immerhin eine vorsichtige Ausdrucksweise geboten, denn die Schale dieser Thiere ist meist so undurchsichtig, dass man ihren Inhalt beim lebenden Thier nicht oder nur ungenügend beobachten und untersuchen kann. Die pulsirende Vacuole kann man aber nur am lebenden Thier von anderen Vacuolen sicher unterscheiden. Vergl. auch den Abschnitt über Trichosphaerium.

Allgemein verbreitet ist das Vorkommen einer pulsirenden Vacuole bei den Flagellaten. Dieses Organell fehlt indessen bei der kleinen Unterklasse der Cystoflagellata (Noctiluca). Auch für die Ciliata und Suctoria bildet das Vorkommen einer pulsirenden Vacuole durchaus die Regel, das Fehlen die Ausnahme. (Sie fehlt unter den Ciliata z. B. bei den endoparasitischen Opalinen.)

Bei den coloniebildenden Ciliaten und Flagellaten hat selbstverständlich jedes Individuum seine eigene pulsirende Vacuole.

Die pulsirende Vacuole fehlt, wie schon gesagt, bei sämmtlichen Sporozoen.

B. Zahl.

Die pulsirende Vacuole kommt in der Regel in der Einzahl vor. Doch giebt es viele Ausnahmen von dieser Regel. Da nicht nur nahe

verwandte Gattungen sondern sogar verschiedene Arten einer Gattung sich durch verschiedene Zahl von pulsirenden Vacuolen unterscheiden können, so kommt diesem Merkmal keine grössere Bedeutung zu.

Einige Beispiele: Unter den Flagellaten scheint in der Euflagellatenordnung der Phytoflagellaten die Zweizahl der pulsirenden Vacuolen zu prädominiren, auch bei vielen Choanoflagellaten ist das Vorkommen von zwei contractilen Vacuolen die Regel. Doch wird dies neuerdings (1897) von FRANCÉ bestritten, der allen Choanoflagellaten nur eine einzige pulsirende Vacuole zuerkennt.

Wo mehrere pulsirende Vacuolen vorkommen, ist die Zahl oft eine sogar individuell schwankende.

Mehrere bis viele pulsirende Vacuolen finden sich z. B. unter den Lobosa bei Difflugia, unter den Heliozoa bei Actinosphaerium, Rhaphidiophrys, Clathrulina etc., unter den Euflagellaten bei Chlorogonium und den Chrysomonadinen.

Was die Wimperinfusorien anbetrifft, so kommen pulsirende Vacuolen in Mehrzahl in der Ordnung der Holotricha häufig, bei den Heterotricha gelegentlich, bei den Peritricha und Hypotricha wie es scheint nirgends vor. Unter den Holotricha citire ich beispielsweise Arten der Gattungen Holophrya, Prorodon, Amphileptus, Lionotus, Trachelius, Dileptus, Nassula, Chilodon, Dysteria, Anoplophrya. Bei Heterotrichen kommen mehrere pulsirende Vacuolen beispielsweise innerhalb der Gattungen Balantidium und Bursaria vor.

Gar nicht selten ist das Vorkommen mehrerer bis vieler pulsirender Vacuolen bei den Suctoria, so z. B. innerhalb der Gattungen Tokophrya, Trichophrya, Solenophrya und Dendrosoma.

Die Zunahme der Zahl der pulsirenden Vacuolen scheint, wenigstens in manchen Fällen, mit beträchtlicher Grösse oder Länge des Thieres zusammenzuhängen, wie man bei einem Vergleich mit jugendlichen und wachsenden Thieren feststellen kann.

C. Lage.

Ueber die Lage der pulsirenden Vacuole im Körper lässt sich im Allgemeinen nichts sagen, da sie zu sehr wechselt. Doch scheint sie bei einer und derselben Thierart fast überall bestimmt und constant zu sein.

D. Bau und Mechanismus.

Siehe vor allem die Darstellung bei Amoeba und Paramaecium. Pulsirende Vacuolen vom Typus derjenigen von Paramaecium, d. h. mit einem Hofe von regelmässig radiär angeordneten, birnförmigen Bildungsvacuolen (Fig. 79, Fig. 170), sind bei Flagellaten, Ciliaten und Suctorien weit verbreitet. In vielen anderen Fällen ist die Anordnung der Bildungsvacuolen nicht so sehr regelmässig und ihre Form nicht so charakteristisch: einfache Tröpfchen im Umkreise des grossen Tropfens (d. h. der pulsirenden Vacuole), die nach dessen Austritt oder Entleerung zur Bildung einer neuen contractilen Vacuole zusammenfliessen.

Anstatt der Bildungsvacuolen kommen bei manchen Ciliaten zuführende Kanäle in constanter Lage vor.

Bei den Heterotrichen besitzt Spirostomum einen solchen zuführenden Kanal, welcher den ganzen langgestreckten Körper von vorn bis hinten durchzieht, bis zu der terminal gelagerten pulsirenden Vacuole Indem sich dieser Kanal von vorn nach hinten verschliesst, um sich nachher wieder neu zu bilden, wird die enthaltene Flüssigkeit nach hinten getrieben, wo sie sich staut, bis sie, nach Entleerung der alten, zu einer neuen pulsirenden Vacuole wird. Anstatt des einen hat Climacostomum zwei solcher zuführender Kanäle. Auch Stentor (Fig. 171) hat zwei zuführende Kanäle. Die pulsirende Vacuole liegt hier weit vorn links; von den zwei der Vacuole zustrebenden Kanälen kommt der eine von hinten, der andere vom Rande des Stirnfeldes, indem er der adoralen Zone entlang läuft.

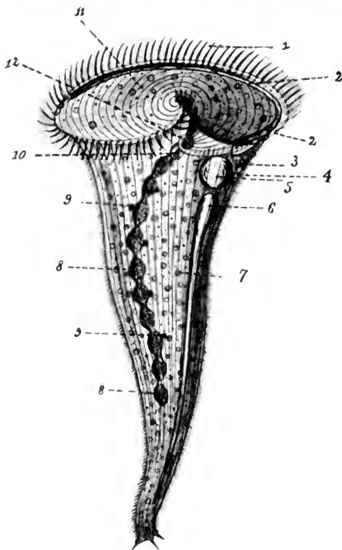


Fig. 171. **Stentor polymorphus** O. F. Müller, Süsswasser. Von der Bauchseite. Länge ausgestreckt bis über 1 mm. Nach Stein 1867, verändert von Bütschli und Schewiakoff in Leuckart, Wandtafeln. Das Hinterende mit einigen pseudopodienartigen Fortsätzen festgeheftet. *1* Die adorale Membranellenzone, *2* der vordere zuführende Vacuolenkanal *3* Kothvacuole kurz vor ihrer Entleerung aus der Cytopyge *4*, *5* pulsirende Vacuole, *6* hintere zuführende Vacuole, *7* Zoochlorellen, *8* perlschnurförmiger Makronucleus, *9* Mikronuclei, *10* Cytopharynx, die Verweislinie geht etwas zu weit, *11* das Stirnfeld, *12* das Cytostoma.

Bei Urocentrum (Holotricha) finden sich vier zuführende Kanäle, die der terminal gelegenen contractilen Vacuole zustreben. Bei Frontonia leucas (Ehrbg.) ziehen von allen Seiten etwa 10 lange, geschlängelte, zuführende Kanäle nach der rechts in der Mitte der Körperlänge gelegenen pulsirenden Vacuole. Bei Ophryoglena nimmt die Zahl derselben noch mehr zu, wobei sie sich aber verkürzen, so dass der ganze Apparat schliesslich wieder an die Verhältnisse von Paramaecium erinnert.

Was die Ausmündung der pulsirenden Vacuolen anbetrifft, so haben die Ciliata und Suctoria einen ständigen Excretionsporus (und dazu kommt häufig noch ein Porenkanälchen), während ein solcher permanenter Porus den Amöben, Heliozoen und Flagellaten zu fehlen scheint.

Eigenthümliche Verhältnisse, die eine besondere Besprechung erheischen, finden sich bei den meisten Vorticelliden (peritriche Infusorien), den Eugleniden unter den Euflagellaten und den Dinoflagellaten.

Bei den Vorticelliden (Fig. 172) entleert die contractile Vacuole (4) ihren Inhalt nicht direct, sondern sehr indirect nach aussen, nämlich zuerst in eine als Reservoir (5) bezeichnete Blase, die eine Ausstülpung des Vestibulums ist. Aus dem Reservoir gelangt also die Vacuolenflüssigkeit erst durch das Vestibulum (15), in welches ja auch die Cytopyge mündet, nach aussen.

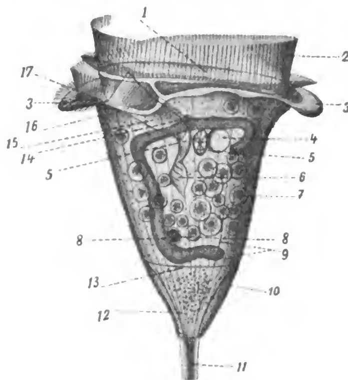


Fig. 172. **Carchesium polypinum** L. (coloniebildende Vorticellide). Einzelnes Individuum von der Ventralseite. Länge des Einzelthieres bis 60 μ. *1* Wimperscheibe, *2* adorale Zone von 2 Reihen von Cilien, die bei *17* endigt, *3* entfalteter Peristomrand, *4* pulsirende Vacuole, *5* Reservoir der pulsirenden Vacuole, *6* Cytopharynx, *7* Nahrungsvacuolen, *8* Mikronucleus, *9* contractile Fibrillen (Myoneme), *10* Pellicula, *11* Bündel contractiler Fibrillen im Stiel (Stielmuskel), das durch Vereinigung der Myoneme *12* entsteht, *13* Ringlinie, an welcher der hintere Wimperkranz entsteht, *14* Cytopyge, *15* Vestibulum, *16* undulirende Membran, *17* Stelle, wo, am Rande des Vestibulums angekommen, die adorale Zone der Membranellen aufhört. Die Figur ist etwas schematisirt und combinirt. Nach BÜTSCHLI und SCHEWIAKOFF, aus LEUCKART's Wandtafeln.

Aehnlich wie die Vorticelliden verhalten sich die Eugleniden. Doch mündet hier das Reservoir in den Grund des Cytopharynx.

Noch complicirtere Verhältnisse finden sich nach SCHÜTT (1892 und 1895) bei den Peridineen (Dinoflagellaten). Es existirt eine sehr grosse Sackvacuole (Fig. 173) mit derber, membranartiger Wand, die sich durch einen geschlängelten Porenkanal in die Geisselfurche in der Nähe der Basis der Geisseln nach aussen öffnet. Eine zweite kleinere Sammelvacuole mündet in ähnlicher Weise in der Nähe der Geisselbasis. Ein Hof von sehr zahlreichen Tochtervacuolen (Bildungsvacuolen) umgiebt die letztere, und es hängen die winzigen

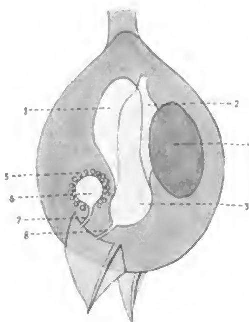


Fig. 173. **Peridinium michaelis** EHRB. marin, von der linken Seite, Vergröss. $^{300}/_{1}$. *1* Linker Sack, *2* rechter Sack, *3* Verbindungsstück der „Sackvacuole", *4* Kern, *5* Tochtervacuolen der Sammelvacuole *6*, *7* Ausführungsgang der Sammelvacuole, *8* Ausführungsgang der Sackvacuole. Nach SCHÜTT 1892.

Tochtervacuolen durch kurze Stielchen, die in Wirklichkeit Ausführungskanälchen sein dürften, mit der Sammelvacuole zusammen. Neben diesen typischen Vacuolen findet man in vereinzelten Fällen, im Füllplasma zerstreut, noch besondere, kugelrunde Nebenvacuolen.

SCHÜTT nennt die Vacuolen, die diesen eigenthümlichen Apparat zusammensetzen, „Pusulen". Wahrscheinlich entsprechen sie dem pulsirenden Vacuolensystem der übrigen damit ausgerüsteten Einzelligen. Was ihre Formveränderungen betrifft, so hat SCHÜTT zwar die Sack- wie die Neben- und die Tochterpusulen wachsen, wie auch sich verkleinern sehen, ein regelmässiges periodisches Wachsen und Abnehmen, ein typisches Pulsiren, hat er aber nicht wahrnehmen können.

Die „Pusulen" sind ganz bestimmt geformte und an ganz bestimmten Orten localisirte Organellen, deren Form, Grösse und Lagerung bei den verschiedenen Formen sehr verschieden, für jede aber charakteristisch sind.

XII. Empfindungsorganellen,

die ganz oder vorzugsweise einer bestimmten Sinnesfunction dienen, giebt es bei den Protozoa im Allgemeinen nicht. Die Bewegungs- und Ernährungsorganellen und die gesammte Oberfläche des Zellleibes sind wohl der Sitz einer erhöhten, doch nicht specifischen, Reizbarkeit.

Unter den pflanzlichen Flagellaten (den Euglenoiden, Phytoflagellaten und bei gewissen Dinoflagellaten) sind eigenthümliche, auffällige, roth, schwarzroth oder schwarz pigmentirte Organellen weit verbreitet, die als Augenflecke oder Stigmata bezeichnet werden. Sie sind neuerdings (1893) von FRANZÉ bei einer grösseren Anzahl von Vertretern von Euglenoiden und Phytoflagellaten wieder untersucht worden (Fig. 174). Sie bestehen erstens aus einer plasmatischen, feinmaschigen Grundsubstanz, in welche zahlreiche, ölartige, rothe Körnchen eingelagert sind. Diesen Theil des Organells nennt FRANZÉ „Pigmentosa". Zweitens werden sie gebildet aus einem oder mehreren stark lichtbrechenden, bei den Euglenoiden aus Paramylum, bei den Phytoflagellaten aus Amylum bestehenden Körnchen, „welche, meist regelmässig, zuweilen jedoch regellos gruppirt eine Sonderung in grössere, centrale oder acentrale Krystall- und

kleinere, immer zahlreiche Linsenkörper erlauben. Die grösseren Körnchen liegen meist in der Pigmentosa eingebettet oder durchsetzen dieselbe, die kleinen Linsenkörper liegen der Pigmentosa auf."

Fig. 174.

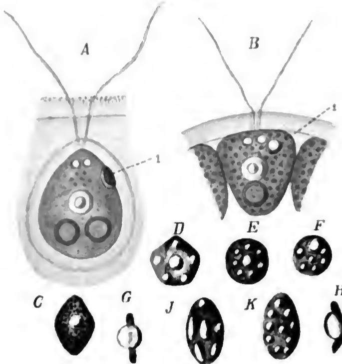


Fig. 175.

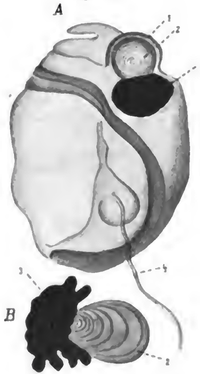


Fig. 174. **Stigmata von Flagellaten.** *A* **Eudorina elegans** EHRB. Ein Individuum der Colonie von der Seite gesehen. Das abnorm grosse Stigma (*1*) besteht nur aus einem grossen Krystallkörper und einer kugeligen Pigmentosa. *B* **Pandorina morum** EHRB. Halbschematisch. Das Stigma (*1*) wird durch die halbkugelige Pigmentosa, welche den grossen Krystallkörper nur an seinem unteren Theile umschliesst, gebildet. Fig. *C—K* **Einzelne Stigmata**, halbschematisch. *C* Stigma von **Trachelomonas volvocina** EHRB. mit der feinkörnigen Pigmentosa und dem centralen Krystallkörper. *D* Stigma von **Euglena viridis** EHRB. Typische Form. *E* Stigma von **Euglena viridis** EHRB. mit einwärtsliegenden Linsenkörperchen. *F* Stigma von **Euglena velata** KLEBS. *G* Stigma von **Euglena acus** EHRB. in der Seitenansicht; der Krystallkörper ragt zu beiden Seiten über die Pigmentosa hervor. *H* Stigma von **Euglena deses** EHRB. Der Krystallkörper liegt der Pigmentosa auf. *J* Stigma von **Euglena viridis** EHRB. Die Linsenkörper sind stäbchenförmig. *K* Stigma von **Euglena velata** KL. Die Linsenkörper liegen der Pigmentosa ganz regellos an. Vergr. $^{650}/_{1}$. Nach R. FRANZÉ 1893.

Fig. 175. *A* **Pouchetia cornuta** SCHÜTT. Ventralansicht nach dem lebenden Thier. $^{430}/_{1}$. *1* Plasmahaut, welche die Linse des Stigma überzieht, *2* Linse, *3* Pigmentkörper des Stigma, *4* Längsgeissel. *B* Stigma von **Pouchetia juno** SCHÜTT, von einem unter dem Deckglas erkrankenden Thier. *2* Linse, *3* Pigmentkörper. Nach F. SCHÜTT 1895.

Ausser diesen Stigmata existiren (als Regel bei den Chlamydomonaden, Volvociden, Dinobryinen und bei einigen anderen, auch bei farblosen Formen) noch solche, die aus einem grösseren Amylonkorn und einer dasselbe allseitig umhüllenden Pigmentosa bestehen.

Unter den Dinoflagellaten finden sich Stigmata bei den Süsswasserformen Glenodinium und Gymnodinium und bei der mit Gymnodinium verwandten chlorophyllfreien marinen Form Pouchetia. Die Stigmata dieser letzteren Gattung sind 1895 von SCHÜTT genauer untersucht worden (Fig. 175). Sie bestehen aus einer meist kugeligen Ansammlung von rothschwarzem oder braunschwarzem Pigment

(Pigmentkörper) und einem diesem angelagerten, durchsichtigen, fast oder ganz farblosen, ebenfalls kugeligen Einschluss des Exoplasmas, der als Linse bezeichnet wird. Bei Pouchetia cornuta SCHÜTT, die wir als Beispiel wählen, ist das Stigma nach vorn gerichtet. Seine Linse ist von einer dünnen Lage des Protoplasmas überzogen. Gegen den Pigmentkörper ist die sehr stark lichtbrechende Linsenkugel, die deutlich concentrisch geschichtet ist, etwas abgeflacht. Ueber die chemische Natur der Substanz der Linse ist man nicht orientirt.

Bei Pouchetia rosea konnte SCHÜTT feststellen, dass der Pigmentkörper (der einen mit schwarzer Flüssigkeit gefüllten Hohlraum darstellte) nach einigem Verweilen unter Deckglas seine Form so veränderte, dass sich an einzelnen Stellen des Umfangs Ausstülpungen bildeten, so dass schliesslich der Hauptkörper des Pigmentfleckes eine Menge amöboid sich ausbreitender und sich verzweigender Ausstülpungen besass.

Was die Function der Stigmata anbetrifft, so ist zweifellos, dass diese Organellen der Sitz einer gegenüber dem übrigen Zellenleib erhöhten Lichtempfindlichkeit sind und dass ihre lichtbrechenden Substanzen (Linsen, Krystallkörper) dadurch, dass sie das Licht concentriren, als lichtreizverstärkende Organellen wirken. Als specieller Sitz der erhöhten Lichtempfindlichkeit ist wohl der Pigmentkörper (die Pigmentosa) zu betrachten. Vielleicht dienen die Stigmata gleichzeitig auch zur Wärmeempfindung.

Bei ciliaten Infusorien sind unbewegliche Cilien zerstreut zwischen den übrigen Wimperhaaren oder angehäuft an bestimmten Stellen weit verbreitet. Sie werden als Tasthaare, Tastborsten in einigen Fällen in durch Beobachtung begründeter Weise aufgefasst. Sie ragen häufig über die beweglichen Cilien hervor. Bei den hypotrichen Infusorien sind alle auf der Rückenseite vorhandenen Cilien als Tastborsten entwickelt. Nach JOHNSON (1893) kann bei Stentor eine gewöhnliche bewegliche Cilie stillstehen und zu einem Tasthaar werden und umgekehrt.

XIII. Fortpflanzung.

Das Studium der Fortpflanzungserscheinungen der Protozoen ist von der weittragendsten Bedeutung nicht nur für die specielle Abtheilung, sondern für das ganze Thierreich, ja die gesammte Organismenwelt.

Die Hauptformen der Fortpflanzung der Protozoen sind folgende: I. Zweitheilung, II. Knospenbildung, III. Vielfache Durchschnürungstheilung, IV. Sporenbildung oder besser Zerfall-Theilung.

Bei einer und derselben Protozoenart können verschiedene dieser Vermehrungsformen oder ihrer verschiedenen Modificationen nebeneinander vorkommen. Häufig bedingt das Alterniren verschiedener Fortpflanzungsweisen bei gleichzeitig sich ausprägender morphologischer Verschiedenheit der sich verschieden fortpflanzenden Generationen und das periodische Eintreten eines Geschlechtsaktes einen ausgeprägten Generationswechsel.

Die Forschungen des letzten Jahrzehntes — in erster Linie sind die Untersuchungen von SCHAUDINN hervorzuheben — haben das Bild von der Zeugung und Fortpflanzung der Protozoen von Grund aus vergrössert, verdeutlicht und umgeändert.

A. Die Zweitheilung (Hemitomie) vollzieht sich entweder am activen, thätigen Thier oder am ruhenden und dann meist encystirten Organismus.

Sie ist entweder eine gleichhälftige, wenn beide Tochterindividuen gleich gross und gleich organisirt sind, oder eine ungleichhälftige, wenn die beiden Tochterindividuen ungleich gross und häufig auch etwas verschieden organisirt sind. Der letztere Theilungsmodus leitet zur Knospung hinüber.

In gewissen Fällen folgen gleichhälftige Zweitheilungen oft und rasch hintereinander, so rasch, dass die Abkömmlinge nicht Zeit haben, ihre Organisation zu entwickeln, sich zu ernähren und zu wachsen (Polytomie). Eine solche Fortpflanzungsweise vollzieht sich meist nach erfolgter Encystirung und liefert eine grössere Zahl kleiner Abkömmlinge, die man als Sporen bezeichnen kann. Diese Sporen sind entweder beweglich oder unbeweglich. Jede Spore entwickelt sich direct oder nach erfolgter Karyogamie zu einem dem Mutterthier ähnlichen Organismus.

Bei der Zweitheilung, wie überhaupt bei allen Fortpflanzungsformen, geht die Vermehrung des Kernes, die amitotisch oder unter irgend einer Form der Mitose verläuft, der Theilung des Zellenleibes zeitlich voraus; doch folgt letztere der ersteren bei dieser Fortpflanzungsform auf dem Fusse nach.

B. Die Knospung (Gemmatio) ist eine Art Theilung, bei welcher die beiden Theilproducte sehr ungleich gross und verschieden organisirt sind, so dass das grössere als Mutterthier, das kleinere als Knospe an ihm imponirt. Solcher Knospen können oft am Mutterthiere mehrere, successive oder simultan, auftreten. Meist lösen sie sich als bewimperte oder mit Geisseln versehene Schwärmer (Zoosporen) los und schwimmen fort. Wenn das Mutterthier eine complicirte Organellenstructur besitzt, so zeigen dagegen die sich loslösenden Knospen einen sehr einfachen Bau.

C. Die vielfache Durchschnürungstheilung ist eine seltene, auf gewisse Sarkodina beschränkte Fortpflanzungsart. Der Zellenleib nimmt, nachdem sich in ihm die Kerne vermehrt haben, eine sternförmig verästelte Gestalt an; die Aeste schnüren sich perlschnurförmig ein und durch. Die daraus resultirenden zahlreichen Bruchstücke wachsen rasch zu Individuen von normaler Grösse und Form aus. Diese Art der Vermehrung lässt sich von der folgenden nicht scharf abgrenzen.

D. Die Sporenbildung oder Zerfall-Theilung (Conitomie) ist dadurch charakterisirt, dass sich der Kern — gewöhnlich sehr stark und rasch — vermehrt, während der Zellleib zunächst noch völlig ungetheilt bleibt. Zu einem gewissen Zeitpunkt aber zerfällt plötzlich das Protoplasma in so viele Portiönchen, d. h. Sporen, als Abkömmlinge des Kernes gebildet wurden, so zwar, dass sich um je einen Kern eine kleine Scholle von Protoplasma sondert.

Die Kernvermehrung geschieht dabei im Wesentlichen auf zweierlei Art. Entweder vermehrt sich der Kern durch successive directe oder mitotische Zweitheilung oder er zerfällt, nachdem er vorher bestimmte Veränderungen erlitten, simultan in eine grössere Anzahl von Theilstücken (multiple Kernvermehrung).

Die verschiedenen Formen der Fortpflanzung lassen sich nicht scharf von einander abgrenzen, und es giebt Vermehrungsweisen, die

sich nur willkürlich der einen oder anderen Abtheilung einordnen lassen.

Es ist nützlich, die Fortpflanzungserscheinungen der Protozoen noch von einigen besonderen Gesichtspuncten aus zu betrachten.

A. Bei der Zweitheilung (und seltener auch bei der Knospung) sind die beiden Tochterthiere häufig nach vollzogener Theilung schon vollkommen ausgebildet, d. h. abgesehen von der Grösse dem Mutterthiere gleich gebaut. Die Differenzirung erfolgt während der Theilung, nach erfolgter Theilung sind die Sprösslinge schon für alle vegetativen Lebensfunctionen ausgerüstet.

B. Bei coloniebildenden Formen kann man von einer wahren Entwicklung im Sinne der Metazoen sprechen. Die Colonie, in welcher die Individuen in charakteristischer Weise angeordnet sind, geht durch successive Zweitheilung aus einem Stammindividuum hervor, das, dem befruchteten Ei der Metazoen vergleichbar, vorher den Akt der Karyogamie (Befruchtung, Conjugation, Copulation) durchgemacht haben kann

C. Wenn rasch kleine, einfach gebaute Fortpflanzungskörper, d. h. Sporen, dann gewöhnlich in grosser bis sehr grosser Zahl, gebildet werden, so wird der Unterschied zwischen der Spore und dem ausgebildeten Thier structurell oft sehr gross. In diesem Falle kann man sich vielleicht passender, unter Vermeidung des Wortes „Entwicklung", so ausdrücken, dass man von einer Differenzirung der Spore zum erwachsenen Protozoon spricht.

D. Die Bildung von Sporen, d. h. von kleinen, einfach gebauten Fortpflanzungskörpern, kann das Endresultat sehr verschiedener Arten der Fortpflanzung sein. Abgesehen von der eigentlichen Sporulation, die wir als Zerfall-Theilung oder Conitomie bezeichnen, können Sporen auch durch rasch fortgesetzte Zweitheilung und durch einfache oder multiple, innere oder äussere Knospung entstehen.

E. Die Sporenbildung steht nicht ausschliesslich im Dienste der Fortpflanzung, d. h. der Vermehrung der Individuenzahl einer Art, sondern sie dient vielmehr ganz allgemein der Erhaltung der Art, und zwar:

a) Es werden Sporen gebildet, die, von besonderen Schutzhüllen umgeben, wie die Schutzcysten erwachsener Thiere, mannichfaltigen äusseren schädigenden Einflüssen widerstehen können. Dauersporen oder Cystosporen.

b) Cystosporen dienen als Bestandtheile des Staubes zur Besiedelung neuer Wohnplätze, bei Parasiten gelegentlich zur Infection neuer Wohnthiere (der Nahrung dieser letzteren beigemischt). Passive Ausbreitung.

c) Im Gegensatz zu den unbeweglichen Sporen (Paulosporen), die fast immer Cystosporen sind, sind die Sporen bei überaus zahlreichen Protozoen beweglich (Kinetosporen) und dienen zur activen Ausbreitung. Zum Zwecke der Locomotion gelangen an diesen Sporen die gewöhnlichen motorischen Organellen der Protozoen zur Ausbildung, d. h. entweder Lobopodien oder Pseudopodien oder Geisseln oder Wimperhaare. In sehr einfacher Weise lassen sich die betreffenden Sporen so charakterisiren, dass man sie je nach ihrer besonderen Ausrüstung mit den betreffenden Bewegungsorganellen als Lobopodiosporen, Pseudopodiosporen, Flagellosporen (gewöhnlich Zoosporen genannt), Ciliosporen bezeichnet. Da-

durch wird auch über die Art und Schnelligkeit ihrer Dislocation einige Auskunft ertheilt. Es giebt aber auch Sporen, die ohne sichtbare Organellen in der Weise der Gregarinen dahingleiten (z. B. die Gymnosporen der Gregarinen, Coccidien und Hämosporidien).

Nach dieser Einleitung wollen wir die verschiedenen Formen der Fortpflanzung an der Hand einer grösseren Anzahl instructiver Beispiele erläutern.

A. Die Fortpflanzung durch Zweitheilung.

ist der häufigste Modus der Fortpflanzung bei den Protozoen und kommt in sämmtlichen Klassen mit alleiniger Ausnahme der Sporozoa (?) vor. Wenn sich die Theilproducte nicht vollständig von einander trennen, sondern durch Fortsatzbildungen (Stiele) mit einander in Zusammenhang bleiben oder sich in eine gemeinsame Gallertmasse einbetten, entstehen in den verschiedensten Abtheilungen der Protozoen Colonien.

a) Lobosa.

Fast alle Amöben pflanzen sich durch einfache Zweitheilung fort, wobei der Kern sich entweder direct oder unter einer Art Mitose theilt. Keiner weiteren Besprechung bedarf der Vorgang bei den nackten Lobosa (Gymnamoebaea Fig. 176), wo die Theilung von Kern und Cytosoma vom Auftreten einer neuen contractilen Vacuole in der einen Theilhälfte begleitet wird: die andere behält die alte Vacuole bei.

Bei den Thekamöben, wo der Plasmaleib von einer starren Schale oder einem starren Gehäuse umhüllt ist, muss sich der Vorgang in Folge dessen nothwendig compliciren, und er thut dies in einer Weise, dass eine Annäherung an die Fortpflanzung durch Knospung resultirt. Die Fortpflanzung der Difflugien ist am besten bekannt (Gruber 1882, Verworn 1888).

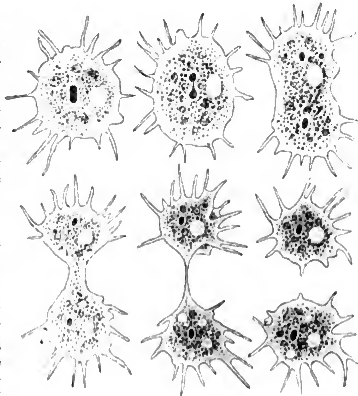


Fig. 176. **Amoeba polypodia** M. Schultze, ca. $^{250}/_{1}$. In den successiven Stadien der Theilung. Die helle Stelle ist die contractile Vacuole, der dunkle Fleck der Kern. Nach F. E. Schulze 1875.

Bei Difflugia besteht das Gehäuse aus verkitteten Fremdkörperchen (Sandkörnchen, Diatomeenschalen u. s. w.). Die Thiere nehmen diese Partikelchen von aussen in ihren Plasmaleib auf und scheiden sie dann an der Oberfläche als Bausteinchen ab. Wenn man Difflugien so hält, dass ihnen nur winzige Splitterchen fein pulverisirten Glases zur Verfügung stehen, so werden die neuen Gehäusepartien oder die ganzen neuen Gehäuse aus Glassplittern aufgebaut.

Bei der Fortpflanzung einer Difflugia (ihre Schale besteht etwa aus Sandkörnchen, sie hat aber in ihrem Plasmaleib Glassplitterchen aufgespeichert) wölbt sich aus der alten Schale eine Protoplasmamasse hervor (nachdem sich [RHUMBLER 1898] der Kern vorher getheilt hatte), welche wächst und allmählich die Gestalt und Grösse der alten Schale annimmt. (Es wird ihr der eine Tochterkern zugetheilt.) Sodann lagert sie an der Oberfläche das aufgespeicherte Baumaterial ab. Dasselbe wird durch ein Secret, welches alsbald erhärtet, zu einem festen Gehäuse zusammengekittet. Dann theilt sich das gesammte Protoplasma an der Grenze zwischen Mutter- und Tochtergehäuse und man hat nun in Folge dieser einfachen ungleichhälftigen Theilung zwei Gehäuse, von denen das alte aus Sandkörnchen, das neue aus Glassplittern besteht. Aus jeder Schalenmündung treten alsbald die Lobopodien hervor.

Für Arcella (vulgaris) hat es R. HERTWIG 1899 wahrscheinlich gemacht, dass eine eigenthümliche Art der Theilung der Thiere im vielkernigen Zustande vorkommt. Er fand Doppelthiere, deren beide Schalenöffnungen genau auf einander passten und deren Protoplasma vollständig durch diese Oeffnungen hindurch zusammenhing (Fig. 177). In jeder Schale fand er im Plasma 28 Kerne, also in beiden genau gleichviel. Dieser Umstand, sowie eine bestimmte Beschaffenheit

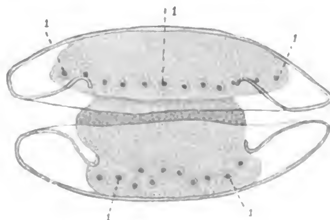


Fig. 177. **Arcella vulgaris** EHRBG. 50—150 μ. Vorgerücktes Theilungsstadium im Profil. *1* Die Kerne. In jedem Theilstück 28 Kerne. Nach R. HERTWIG 1899.

der Kerne, die darauf hinwies, dass sie eben aus einer mitotischen Theilung hervorgegangen waren, machen es wahrscheinlich, dass es sich um in Theilung befindliche Arcellen handelte. Das Mutterthier besass jedenfalls 28 Kerne, diese theilten sich mitotisch so, dass von jedem Mutterkern der eine Tochterkern in das eine, der andere in das andere Tochterthier zu liegen kam. Es würde also bei der Theilung der vielkernigen Arcella nicht etwa eine Halbirung der Zahl der vorhandenen Kerne stattfinden.

Im Gegensatz hierzu hat SCHAUDINN (1899) für Trichosphaerium sieboldi SCHN. einlässlich nachgewiesen, dass bei dieser vielkernigen Form sowohl im Mononten- wie im Amphiontenzustand eine derartige Zwei-

theilung oder vielfache Durchschnürungstheilung eintreten kann, dass die Kerne, die sich dabei im Ruhezustande befinden, auf die Descendenten vertheilt werden, so dass diese immer viel weniger Kerne besitzen. Vergl. p. 201 und Fig. 206 I *A*, I *B*, VI *A*, VI *B*.

Bei der vielfachen Durchschnürungstheilung nehmen die Thiere vor der Trennung in die Theilstücke eine sternförmige Gestalt an. Bei dieser Art der Fortpflanzung werden die vegetativen Thätigkeiten nicht unterbrochen. Der Organismus frisst und verdaut ruhig weiter.

b) Filosa und Reticulosa.

Auch bei den Filosa und Reticulosa kommt Fortpflanzung durch Zweitheilung vor, wenigstens bei den niederen, einkammerigen und manchen nackten Formen. Dabei verhält sich bei einzelnen Formen mit zarter, biegsamer chitiniger Schale (z. B. Lieberkühnia) diese wie eine Zellmembran, d. h. sie theilt sich mit. Wird die Schale aber derber, so finden sich Verhältnisse wie bei den Thekamöben, zu deren Darstellung wir die Filosenform Euglypha alveolata wählen, deren Theilung wiederholt und in neuerer Zeit besonders durch SCHEWIAKOFF (1888) genau untersucht wurde (Fig. 178 u. 179).

Euglypha hat eine zierliche, aus sich dachziegelförmig bedeckenden Kieselplättchen zusammengesetzte Schale. Ehe sich ein Thier zur Theilung

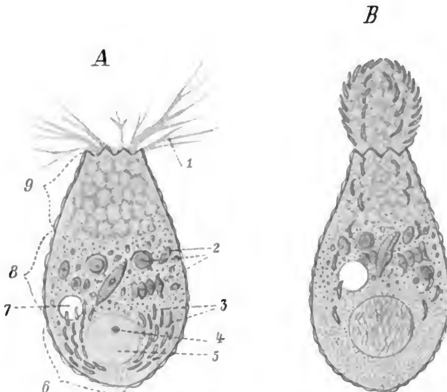


Fig. 178. **Englypha alveolata** DUJ. Länge bis 100 µ. *A* Ein zur Theilung sich anschickendes Thier. *B* Nach 20 Minuten. Beginn der Theilung. Das Plasma der alveolären Zone ist zum Theil aus der Schalenmündung hervorgetreten und wird von den herausgewanderten Schalenplättchen dachziegelartig überdeckt. Das Plasma der hyalinen Zone hat an Volumen zugenommen. Der Kern besitzt einen faserigen Bau — feinfaserige, dichte Knäuelform. Der Nucleolus im Verschwinden begriffen. *1* Filopodien, *2* Nahrungskörper, *3* Schalenplättchen, *4* Nucleolus, *5* Nucleus, *6* hyaline Zone des Protoplasmas, *7* pulsirende Vacuole, *8* Körnerzone des Protoplasmas, *9* alveoläre Zone des Protoplasmas. Nach SCHEWIAKOFF 1888.

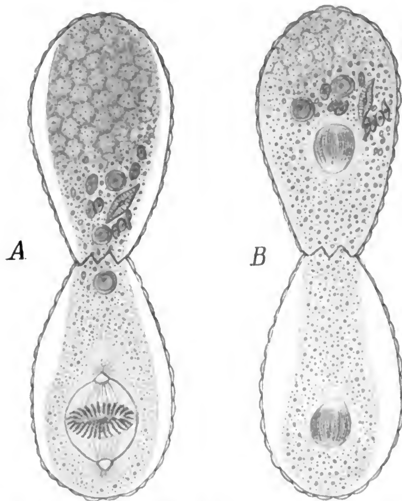


Fig. 179. **Euglypha alveolata** Duj. Weitere Theilungsstadien. *A* 1 Stunde 20 Minuten nach Beginn der Theilung. Die contractile Vacuole ist verschwunden. Die neue Schale des neuen Tochterthieres ist vollständig aufgebaut, das Plasma der alveolären Zone in sie hinübergewandert. Die Chromatinschleifen im Kern deutlich. *B* 1 Stunde 40 Minuten nach Beginn der Theilung. Der Kern in 2 Tochterkerne getheilt, von denen einer in die Tochterschale hinübergewandert ist. Jeder Tochterkern vom Plasma der hyalinen Zone umgeben. Nach Schewiakoff 1888.

anschickt, sondert sein Plasma im hinteren Theile der Schale eine grössere Anzahl solcher Plättchen ab, die sich um den Kern herum lagern. Dann zieht es die Pseudopodien ein. Ist dies geschehen, so beginnt Protoplasma aus der Schalenöffnung hervorzuquellen, immer mehr, bis der herausgetretene Theil so gross ist, wie der in der Schale befindliche. Dabei wandern die Schalenplättchen in das herausquellende Plasma hinein, werden hier an die Oberfläche befördert und als neue Schale dachziegelförmig abgelagert. Es findet eine vollständige Vermischung des Plasmas der beiden Hälften durch Strömungserscheinungen statt. Jetzt theilt sich der Kern, der im Schalenhintergrund zurückblieb, in exquisit mitotischer Weise in zwei, wovon der eine in der alten Schale verharrt, während der andere in die die neue Schale ausfüllende Protoplasmamasse hinüberwandert. Inzwischen war die contractile Vacuole vollständig verschwunden. Jetzt tritt in jedem Tochterindividuum eine neue auf. Die beiden Tochterindividuen hängen noch eine kurze Zeit, Schalenöffnung gegen Schalenöffnung, mit ihrem Protoplasma aneinander, dann erfolgt

an der Schalenmündung Pseudopodienbildung und die beiden Individuen lösen sich von einander los.

c) Heliozoa.

Fortpflanzung durch Zweitheilung findet auch bei vielen Heliozoa statt. Wir sind darüber besonders durch die Untersuchungen von SCHAUDINN 1896 bei Actinophrys, Acanthocystis und Verwandten genauer orientirt.

Actinophrys zeigt ein grobvacuoläres Ektoplasma, das ohne schärfere Grenze in das dichtere, feinvacuoläre Entoplasma übergeht. Im Centrum des letzteren liegt der in der Einzahl vorhandene bläschenförmige Kern. Die Pseudopodien sind mit stark lichtbrechenden Axenfäden versehen, die durch das Ekto- und Entoplasma bis zur Oberfläche des Kerns zu verfolgen sind, wo sie der Membran mit einer kleinen fussplattenartigen Verbreiterung aufsitzen. Vergl. Fig. 18 p. 14 und Fig. 247 A p. 264.

Vor der beginnenden Zweitheilung werden die Pseudopodien eingezogen und die Axenfäden rückgebildet und aufgelöst. Der Kern theilt sich mitotisch. Nach beendeter Kerntheilung erfolgt die Durchschnürung des Körpers, worauf die Theilstücke wieder Pseudopodien bilden.

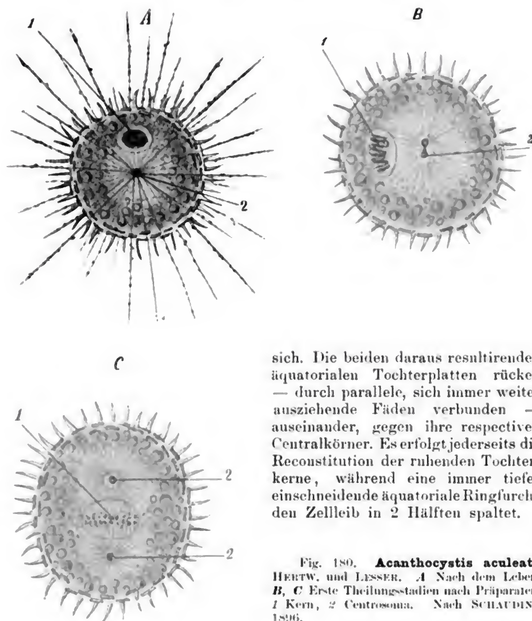
Neben der Theilung im freien Zustande kommt auch Zweitheilung im encystirten Zustande vor (mit Mitose des Kerns), wobei die Tochtercysten in einen Ruhezustand übergehen, in dem sie einige Tage verharren, bevor ein kleines einkerniges Heliozoon herausschlüpft.

Hohes Interesse bietet die Fortpflanzung durch Theilung bei Acanthocystis (Fig. 180 u. 181) und Verwandten (Sphaerastrum, Heterophrys, Raphidiophrys), bei welchen sich im Centrum des Körpers das sogenannte „Centralkorn" befindet, ein ziemlich stark lichtbrechendes, mit verschiedenen Kernfarbstoffen stark tinctionsfähiges Körperchen. Der in der Einzahl vorhandene bläschenförmige Kern dieser Formen liegt immer excentrisch.

Besonders interessant ist der im Folgenden zu schildernde Theilungsvorgang bei diesen Formen namentlich aus 2 Gründen: 1) weil das Centralkorn dabei vollständig die Rolle eines Centrosoma spielt, 2) weil die Theilung des Kernes unter einer ganz typischen Mitose verläuft.

Bei Beginn der Theilung werden die Pseudopodien eingezogen. Das Centralkorn wird hantelförmig und theilt sich. Aus der in Form eines „Pseudonucleolus" im bläschenförmigen Kern enthaltenen Chromatinsubstanz bildet sich die Knäuelfigur. Der chromatische Knäuelfaden segmentirt sich sodann in zahlreiche stäbchenförmige Chromosomen.

In dem Maasse, als die beiden Tochter-Centralkörner auseinanderweichen, streckt sich der Zellleib des Heliozoon in die Länge. Die beiden auseinanderweichenden, durch dünne Verbindungsfäden zusammenhängenden Centralkörner nehmen bald ihre Lage in den Brennpunkten des Ellipsoides ein. Der Kern hat sich unterdessen zwischen die Centralkörner gelagert und seine Lininsubstanz hat eine parallelstreifige Structur angenommen, während die Chromosomen sich zu einer Aequatorialplatte anordnen. Es verschwindet die Kernmembran. Die Chromosomen spalten



sich. Die beiden daraus resultirenden äquatorialen Tochterplatten rücken — durch parallele, sich immer weiter ausziehende Fäden verbunden — auseinander, gegen ihre respectiven Centralkörner. Es erfolgt jederseits die Reconstitution der ruhenden Tochterkerne, während eine immer tiefer einschneidende äquatoriale Ringfurche den Zellleib in 2 Hälften spaltet.

Fig. 180. **Acanthocystis aculeata** HERTW. und LESSER. *A* Nach dem Leben. *B*, *C* Erste Theilungsstadien nach Präparaten. *1* Kern, *2* Centrosoma. Nach SCHAUDINN 1896.

d) Radiolaria.

Vermehrung durch Zweitheilung ist bei den Radiolarien zwar weniger allgemein verbreitet als die Fortpflanzung durch Zerfalltheilung, doch wurde sie wiederholt und in verschiedenen Abtheilungen beobachtet, besonders in den Abtheilungen der Phaeodarien und unter den Spumellarien bei den Polycyttarien. Zuerst theilt sich der Kern, und zwar kann dies direct oder mitotisch geschehen. (Neueste Litteratur: KARAWAIEW 1895; BORGERT 1896; MITROPHANOW 1896). Dann theilt sich die Centralkapsel wie eine Zellmembran und schliesslich folgt auch das Extracapsulum nach. Bei gewissen Phaeodarien (Aulacantha scolymantha) wurde wiederholt constatirt, dass die Theilung nicht unter allen Umständen eine vollständige ist, dass vielmehr die Centralkapsel fortfahren kann sich zu theilen, ohne dass am Extracapsulum Theilungserscheinungen zu constatiren wären.

Dann entstehen kleine (vorübergehende?) Colonien von höchstens 8 Centralkapseln. Eine solche Vermehrung der Centralkapsel durch fortgesetzte Theilung, wobei ihre Descendenten im ungetheilten Calymma wie in einer gemeinsamen Gallerthülle eingebettet bleiben, ist für die coloniebildenden Polycyttarien durchaus die Regel.

Es muss hier noch erwähnt werden, dass bei vielen Polycyttarien die Colonie als solche sich durch Theilung fortpflanzen kann.

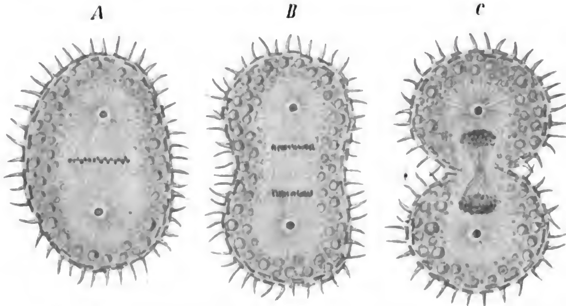


Fig. 181. **Acanthocystis aculeata** HERTW. und LESSER. *A*, *B*, *C* Spätere Theilungsstadien, nach Präparaten. SCHAUDINN 1896.

e) Flagellata.

Hier ist Zweitheilung der gewöhnliche Fortpflanzungsmodus. Die Theilung findet entweder im freien, beweglichen oder im encystirten Zustande statt. Im ersteren Falle lässt sich in den meisten Fällen erkennen, dass die Theilung in der Längsrichtung erfolgt.

Eine Ausnahme von dieser Regel scheint nur Oxyrrhis marina DUJ. zu machen, die sich durch Quertheilung fortpflanzt. (Die Form macht bei den Flagellaten auch darin eine Ausnahme, dass bei ihrer Schwimmbewegung die Geissel nachfolgt.) Vergl. ferner Codosiga p. 174.

Die Längstheilung wird eingeleitet durch die Theilung des Kerns, die wie aus neueren Untersuchungen von BLOCHMANN, FISCH, KEUTEN, ISCHIKAWA, ZACHARIAS u. s. w. hervorgeht, wohl allgemein eine mitotische ist. Dann erfolgt die Verdoppelung der übrigen Organellen, die in dreimal verschiedener Weise erfolgen kann.

1) Die Organellen theilen sich. Dieser Fall ist selten und scheint bei den Geisseln und contractilen Vacuolen nie vorzukommen.

2) Die alten Organellen erhalten sich und werden, z. B. die vorhandenen Flagellen und die contractile Vacuole, dem einen Tochterindividuum zugetheilt, während die entsprechenden Organellen im anderen Individuum neu gebildet werden.

3) Die alten Organellen verschwinden und es werden in jedem Tochterthiere neue gebildet.

Dass durch fortgesetzte Theilung bei vielen Flagellaten verschiedenartige Colonien zu Stande kommen, wobei die Thiere mit ihrem Plasmaleib (was selten ist) oder mit ihren Schalen, Hüllen oder Stielen verbunden bleiben, wurde früher schon erörtert.

Rasch aufeinanderfolgende Theilungen liefern bei gewissen Flagellaten zu gewissen Zeiten eine Generation von Zwergen, die zur Copulation bestimmt sind. Sie werden als Mikrogonidien oder Mikrogameten bezeichnet.

Die Theilung im encystirten Zustande erfolgt im Allgemeinen durchaus zum Zwecke einer reichlichen Vermehrung. Sie wiederholt sich oft und rasch (Polytomie), so dass schliesslich die Cyste von einer grossen Menge kleiner Zellen erfüllt ist, die, indem sie sich mit Geisseln ausrüsten, als bewegliche Sporen (Flagellosporen) ausschwärmen.

Wir wollen nun die Zweitheilung der Flagellaten im freien Zustande an einzelnen, ausgewählten Beispielen demonstriren.

1) Codosiga botrytis Ehrbg., ein Vertreter der Choanoflagellaten, coloniebildend. Am Ende eines gemeinsamen Stieles ein Büschel von kurzgestielten Einzelthieren. Jedes Einzelthier mit 2 contract. Vacuolen. Darstellung des Theilungsvorganges (Fig. 182) nach Fisch (1885), der in einigen Punkten von früheren Beobachtern abweicht. Zuerst theilt sich der Kern, dann wird die Geissel vollständig eingezogen und ebenso der Kragen. Nun zeigt sich am Vorderende die erste Andeutung der Theilungsfurche und im gleichen Augenblicke treten auch die ersten Anlagen der beiden neuen, noch ganz niedrigen Kragen zu beiden Seiten

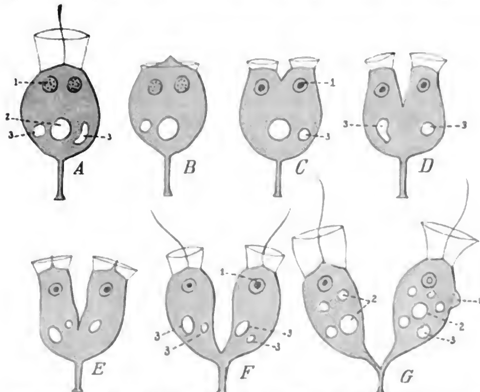


Fig. 182. **Codosiga botrytis** Ehrbg. *A*—*G* Successive Theilungsstadien. *1* Kerne, *2* nicht contractile Hauptvacuole, *3* pulsirende Vacuolen, *4* Empfangsvacuole. Nach Fisch 1885.

der Furche auf, die nun immer tiefer nach hinten einschneidet und schliesslich noch den Stiel spaltet. Dabei kommt in jedes Tochterindividuum eine der beiden contractilen Vacuolen zu liegen, während die zweite sich neubildet. Im Grunde des sich verlängernden Kragens knospt das neue Flagellum hervor. Eine grosse, nicht contractile, centrale Vacuole, die bei C. botrytis im hinteren Körpertheil zwischen den beiden contractilen

Fig. 183. Rechts. Fig. 184. Links.

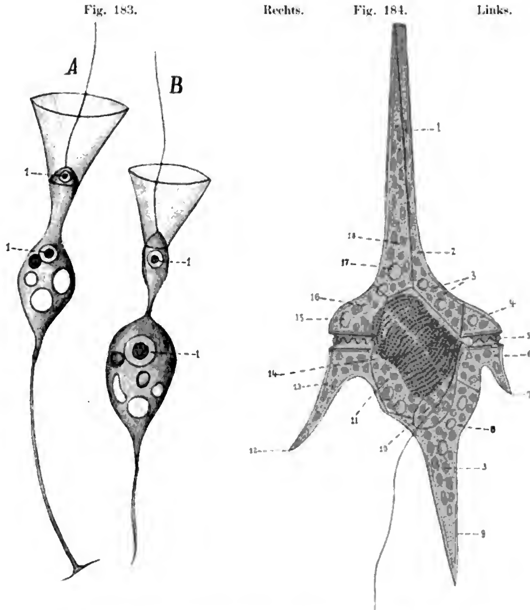


Fig. 183. **Codosiga botrytis** EHRBG. *A*, *B* Quertheilungsstadien. Die Theilung des Kernes ist schon vollendet. *1* Die Tochterkerne. *B* Stadium der Theilung 30 Minuten nach dem Stadium der Fig. *A*. $^{650}/_{1}$. Nach FRANCÉ 1897.

Fig. 184—187. **Ceratium hirundinella** O. F. M. Süsswasser. Länge bis 220 μ. *1* Apicales Horn, abgebrochen dargestellt, *2* erste apicale Platte, *3* Chromatophoren, *4* erste Prääquatorialplatte, *5* Quer- oder Ringfurche, *6* erste Postäquatorialplatte, *7* linkes hinteres Horn, *8* antapicale Platte, *9* antapicales Horn, *10* Geisselspalte, *11* Mundplatte, *12* rechtes hinteres Horn, *13* dritte Postäquatorialplatte, *14* Kern, *15* Fettkugeln, *16* dritte Prääquatorialplatte, *17* Fettkugeln, *18* dritte apicale Platte, *19* zweite apicale Platte, *20* zweite Prääquatorialplatte, *21* zweite Postäquatorialplatte. Nach LAUTERBORN 1895.

Fig. 184. **Exemplar zu Beginn der Theilung**, von der Bauchseite. Die Theilung des Kernes ist eingeleitet.

Vacuolen liegt, verschwindet während des Theilungsprocesses vollständig, um in jedem Tochterindividuum neu aufzutreten.

Ausser der Längstheilung wurde bei Codosiga von S. KENT und neuerdings von FRANCÉ (1897) auch ungleichhälftige Quertheilung (Fig. 183) beobachtet. Das vordere Tochterindividuum (kleiner als das hintere) behält den Kragen und die Geissel, löst sich los und schwimmt davon. das hintere zurückbleibende muss jene Organellen neu bilden.

2) Ceratium hirundinella O. F. M. als Vertreter der Dinoflagellaten. Der Theilungsvorgang ist von R. LAUTERBORN (1895) sehr sorgfältig untersucht worden. Orientiren wir uns zunächst über die Körperregionen, den Cellulosepanzer mit seinen Hörnern, die Ringfurche und Längsfurche mit ihren Geisseln, den Kern u. s. w. an der Hand von Fig. 184 u. 185.

Links. Fig. 185. Rechts. Rechts. Fig. 186. Links.

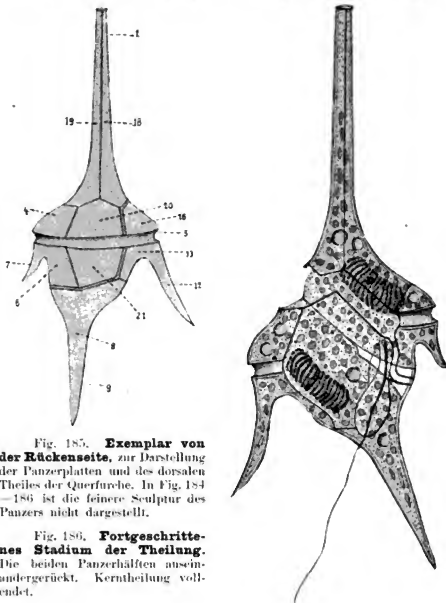


Fig. 185. **Exemplar von der Rückenseite,** zur Darstellung der Panzerplatten und des dorsalen Theiles der Querfurche. In Fig. 184—186 ist die feinere Sculptur des Panzers nicht dargestellt.

Fig. 186. **Fortgeschrittenes Stadium der Theilung.** Die beiden Panzerhälften auseinandergerückt. Kerntheilung vollendet.

Die Theilung (Fig. 186 u. 187) vollzieht sich während der Nacht. Zuerst theilt sich der Kern in einer hier nicht näher zu besprechenden Weise, die weder eine directe noch eine echt mitotische ist. Die Theilungsaxe des Kernes, welche den Mittelpunkt der beiden auseinanderweichenden Kernhälften verbindet, verläuft in einem Winkel von etwa 45° zur Ringfurche und zwar von links vorn nach rechts hinten. Dann theilt sich der Plasmaleib durch eine zuerst links hinten auftretende Einschnürung, die in schiefer Richtung nach rechts vorn fortschreitet. Nach erfolgter vollständiger Durchschnürung beginnen die Plasmaleiber der beiden Tochterindividuen auszuwachsen, wodurch der Cellulosepanzer auseinandergesprengt wird und zwar „entlang einer ganz bestimmten, durch die Anordnung der Platten bedingten winkeligen, schiefen Linie, welche der Theilungsebene des Plasmas annähernd parallel verläuft. An den beiderseitigen Rändern des Spaltes wölbt sich das Plasma der beiden Tochter-Ceratien vor und beginnt sogleich mit Regeneration der ihm fehlenden Theile. Sehr früh erscheint die Querfurche, ebenso die Anlage der Hörner, welche zuerst als höckerartige Erhebungen des Plasmas sichtbar werden, dann kegelförmige Gestalt annehmen und rasch an Grösse zunehmen."

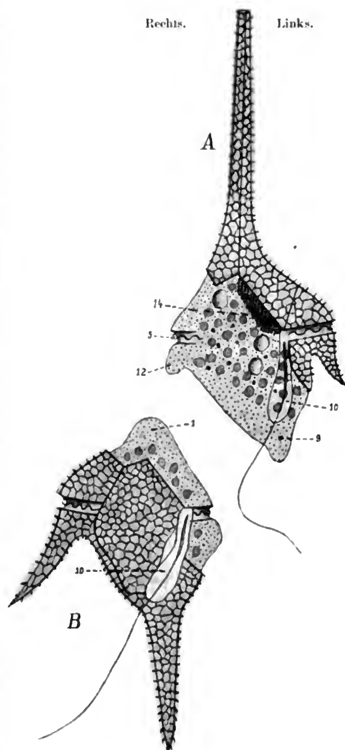


Fig. 187. *A* Eben aus der Theilung hervorgegangenes vorderes Tochterindividuum, welches die ihm fehlende hintere — *B* hinteres Tochterindividuum, welches die ihm fehlende vordere Hälfte durch Neubildung zu ergänzen im Begriff steht. Von der Bauchseite. Die Sculptur des Panzers ist dargestellt. Doch sollten in der Figur die Leisten am Rande im Profil frei vorragen und nicht durch einen Saum verbunden sein.

Dadurch wird der Spalt zwischen den beiden Panzerhälften immer klaffender, bis sich schliesslich die beiden Tochterindividuen vollständig von einander trennen. Jedes von ihnen behält die Hälfte des mütterlichen Panzers und ergänzt sie durch Neubildung. Wahrscheinlich behält das hintere Individuum die beiden Geisseln, während das vordere beide neu bilden muss.

Ausser der Theilung im frei beweglichen Zustande wurde bei Dinoflagellaten auch Theilung im Ruhezustande beobachtet. Dabei zieht sich bei Peridinium (Schütt 1887, 1895) der Plasmaleib von der Panzermembran zurück, rundet sich ab und sondert innerhalb des Panzers eine neue Cystenmembran ab (Fig. 188). Die Cyste verbleibt nun entweder im Innern der mütterlichen Panzermembran oder sie tritt unter Sprengung derselben heraus. Ihr Inhalt theilt sich in zwei Zellen. Eine jede dieser Zellen bekommt eine Querfurche und an dem einen Ende eine Geissel. Schliesslich sprengen sie ihre Cystenhülle und schwimmen davon. Ihr weiteres Schicksal ist nicht bekannt.

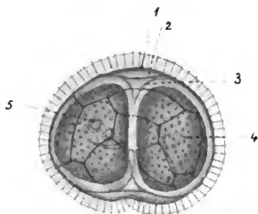


Fig. 188. **Peridinium ovatum** (Pouchet) Schütt. $^{400}/_{1}$. Thier in Apicalansicht mit 2 Sporen. *1* Membran des Mutterthieres, *2* für beide Sporen gemeinsame Hülle, *3* innere Sporenhülle für jede Spore, *4* Spore, *5* Pusule. Nach Schütt 1895.

Bei gewissen Formen kann sich die Zweitheilung innerhalb des Panzers des Mutterthieres zweimal oder dreimal wiederholen, so dass 4 oder 8 Zellen („Flagellosporen“) gebildet werden.

Es kommt auch vor, dass sich der ganze Zellenleib innerhalb des alten Panzers und der neu abgesonderten Cystenhülle in eine einzige grosse Flagellospore, die zum Ausschwärmen bestimmt ist, verwandelt.

3) Noctiluca miliaris Sur. als Vertreter der Cystoflagellata. Die Theilungserscheinungen wurden am genauesten von Robin (1878) und Ishikawa (1894) verfolgt. Vor der Theilung verschwinden sämmtliche äussere Organellen; die Peristomfurche verflacht und verstreicht; die Bandgeissel wird eingezogen. Nur das Cytostoma soll offen bleiben. Das Cytoplasma zieht sich um den Kern zu einer ovalen Masse zusammen. Der Kern theilt sich sodann der Quere nach und zwar mitotisch. (Interessant ist der von Ishikawa geleistete Nachweis eines Centrosoma.) Dann theilt sich auch das Centralplasma und es tritt hinten am queroval gewordenen Körper die erste Spur der Theilungsfurche auf, die in genau medialer Richtung, also in der Richtung der verschwundenen Peristomfurche, in den Körper einschneidet, ihn schliesslich in zwei seitliche Hälften zerlegend, wobei das offene Cytostoma ebenfalls halbirt wird. Bevor die Trennung perfect wird, knospt an jedem Tochterindividuum eine neue Bandgeissel hervor und bildet sich eine neue Peristomspalte. Die gemeinsame (horizontale) Medianebene der Tochterthiere steht senkrecht auf derjenigen (verticalen) des Mutterthieres.

f) Ciliata.

Die Wimperinfusorien pflanzen sich fast ausschliesslich durch Zweitheilung fort. Diese erfolgt entweder im freien, beweglichen oder im ruhenden und dann meist encystirten Zustande.

Theilung im Ruhezustande. Sie kommt bei holotrichen Infusorien, und zwar gewöhnlich neben dem anderen Theilungsmodus vor. Bei Colpoda ist jedoch diese Theilungsart die einzige bekannte. Die äusseren Organellen verschwinden, der Körper rundet sich kuglig ab, umgiebt sich gewöhnlich mit einer Cystenhülle und theilt sich zweimal hintereinander, so dass 4 Sprösslinge entstehen. In viel selteneren Fällen entstehen durch fortgesetzte Theilungen zahlreiche Sprösslinge. Jeder Sprössling regenerirt wieder die fehlenden Organellen: Wimpern Peristom, Cytopharynx u. s. w.

Theilung im beweglichen Zustande. Im Gegensatz zu den Flagellaten ist die Theilung bei den Ciliaten, mit alleiniger (und vielleicht nur scheinbarer) Ausnahme der Peritrichen, eine Quertheilung. Dabei theilt sich der Grosskern in einer von der directen wenig abweichenden Weise, während sich der Kleinkern mitotisch theilt. Da die wichtigsten äusseren Organellen im vorderen Körpertheil liegen, so gehen diese auf das vordere Theilstück über, das also nicht viel zu regeneriren hat, während das hintere Theilstück in seinem vorderen Bezirke wieder ein neues Peristom, eine neue adorale Zone und einen neuen Cytopharynx bilden muss.

1) Holotricha. Die Theilung der Holotrichen wurde schon früher an dem Beispiele von Paramaecium geschildert. Vergl. pag. 71 u. ff.

2) Heterotricha. Bei Stentor ist der Theilungsvorgang (Fig. 189 u. 190) oft verfolgt worden (zuletzt von SCHUBERG, 1890/91, und JOHNSON, 1893).

Das erste Signal zur bevorstehenden Theilung wird dadurch gegeben, dass an der linken Körperseite ein Wimperband auftritt, die Anlage der adoralen Zone des späteren hinteren Tochterthieres. Dieses Wimperband verläuft in der Längsrichtung von vorn bis gegen die Mitte der Körperlänge, etwas schief, die Wimperstreifen durchschneidend. Bald zeigt sein hinteres Ende eine etwas stärkere Krümmung; hier tritt die Cytopharynxeinstülpung auf. Vor dem Wimperband schnürt sich der Körper ein, derart, dass ein neues Stirnfeld zu Stande kommt, das vom Wimperband, welches dabei immer mehr in eine quere Stellung rückt, in der für Stentor charakteristischen Schraubenlinie umzogen wird. Indem die Einschnürung immer tiefer einschneidet, bleibt schliesslich das vordere Tochterindividuum mit dem hinteren nur noch durch ein dünnes Verbindungsstück in Zusammenhang, welches stets am aboralen Ausgangspunkte der adoralen Zone liegt. Schliesslich reisst auch dieses letzte Band, und die beiden Individuen sind völlig getrennt. In dem Maasse, als die Einschnürung fortschritt, zog sich der hintere Theil des vorderen Tochterthieres nach hinten spitz aus, so dass diese Theilhälfte wieder die charakteristische keulenförmige Gestalt von Stentor bekam. Sehr frühzeitig, gleich beim ersten Auftreten des neuen Wimperbandes, trat auch eine neue contractile Vacuole in der Nähe des Hinterendes jenes Bandes auf. Bei Stentor coeruleus erscheint sie in der Weise, dass eine der hier liegenden gewöhnlichen Vacuolen contractil wird und sich durch Excretionsporen nach aussen öffnet. Anders bei S. roeseli (Fig. 190), wo die neue

contractile Vacuole aus einer localen Anschwellung des hinteren zuführenden Kanales der alten contractilen Vacuole hervorgeht. Wie der neue zuführende Kanal, welcher der adoralen Zone entlang verläuft, entsteht, wird am besten durch die Diagramme erläutert. Dieser Ringkanal soll übrigens wenige Stunden nach erfolgter Theilung verschwinden und also nur ganz jugendlichen Individuen zukommen. Er ist eben weiter nichts als jenes Stück des alten zuführenden Längskanales, welches vor der neuen contractilen Vacuole liegt.

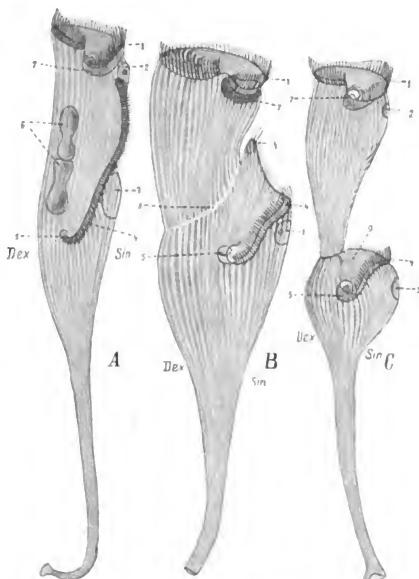


Fig. 189. **Stentor coeruleus** Ehrbg. Länge 2—4 mm. *A*, *B*, *C* Theilungsstadien von der Ventralseite. *1* Adorale Membranellenzone des Mutterthieres, die zur adoralen Zone des vorderen Tochterthieres wird, *2* pulsirende Vacuole des Mutterthieres, *3* pulsirende Vacuole des hinteren Tochterthieres, *4* neu auftretende adorale Membranellenzone des hinteren Tochterthieres, *5* Einsenkung des neuen Stirnfeldes desselben, in deren Grund sich das Cytostoma und der Cytopharynx zeigen, *6* Makronucleus, er hat sich eben getheilt, *7* spiralige Einsenkung (Peristom) des alten Stirnfeldes, in dessen Grund das Cytostoma in den (nicht dargestellten) Cytopharynx führt, *8* Trennungslinie der beiden Tochterthiere, *9* neues Stirnfeld des hinteren Tochterthieres. *Dex* Rechte, *Sin* linke Körperseite. Die allgemeine Bewimperung des Körpers ist nicht dargestellt, dagegen die Streifung, die den Wimperreihen entspricht. Nach Johnson 1893.

Die Kerne verhalten sich bei der Theilung folgendermaassen. Die Perlen des perlschnurförmigen Makronucleus (Fig. 171, p. 158) rücken bei beginnender Theilung dicht aneinander und fliessen sodann zusammen. Dabei verkürzt sich der Makronucleus, und diese seine Verkürzung geht schliesslich so weit, dass er kuglig wird (zur Zeit der Bildung des neuen Cytopharynx). Hierauf streckt er sich wieder in die Länge (in der Längsrichtung des Stentor) und wird wurstförmig. Dann wird er, von den beiden Enden aus fortschreitend gegen die Mitte, wieder perlschnurförmig, wobei die einzelnen Perlen durch ganz kurze, oft kaum erkennbare Ver-

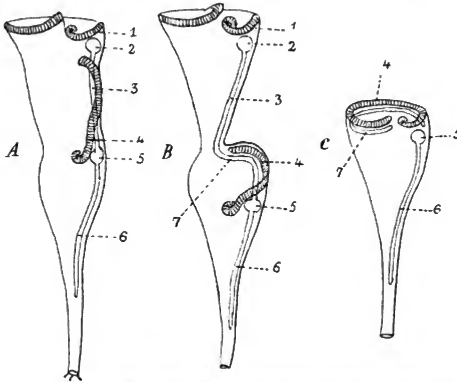


Fig. 190. *A*, *B*, *C* **Schemata zur Veranschaulichung der Bildungsweise** des neuen circulären zuführenden Kanales der pulsirenden Vacuole des hinteren Tochterthieres bei der Theilung von **Stentor roeseli** EHRBG. *1* Adorale Zone des Mutterthieres, *2* pulsirende Vacuole des Mutterthieres, *3* longitudinaler zuführender Kanal der pulsirenden Vacuole des Mutterthieres, *4* adorale Zone des hinteren Tochterthieres, *5* pulsirende Vacuole des hinteren Tochterthieres, *6* ihr longitudinaler zuführender Kanal, *7* Strecke des longitudinalen zuführenden Kanales des Mutterthieres, welche zum circulären zuführenden Kanal des hinteren Tochterthieres (in *C*) wird. Nach JOHNSON 1893.

bindungsstücke (Commissuren) verbunden sind. Die Commissur, welche genau in der Mitte der Länge des Makronucleus zwei seiner Knoten verbindet und direct an der Stelle der den Körper zertheilenden Einschnürung liegt, wird jetzt plötzlich länger und dünner und zerreisst. Jetzt erst hat sich der Makronucleus getheilt und besitzt in jedem Tochterthier schon die perlschnurförmige Gestalt, mit der definitiven Zahl von Knoten, die sich also während dieser Vorgänge verdoppelt hat.

Die Theilung des Makronucleus erfolgt aber nicht immer in diesem Zeitpunkt, d. h. ganz am Schlusse der in Betracht kommenden Periode, sondern sie kann auch erfolgen a) zur Zeit der grössten Condensation und Contraction des Makronucleus, also am kugligen Kern, b) schon zur Zeit, wo die Perlen zusammenfliessen. Die Reihenfolge der Formveränderungen des Makronucleus — Verkürzung und Concentration, Wieder-

verlängerung und Wiederausbildung der Perlschnurform — wird dadurch in keiner Weise alterirt.

Das Verhalten der zahlreichen Mikronuclei während der Theilung ist noch nicht genügend aufgeklärt. Jedenfalls erfolgt ihre Theilung im Gegensatz zum Makronucleus auf mitotischem Wege. Ob aber nicht, ohne dass sie sich theilen, ein Theil Kleinkerne in das vordere und ein Theil in das hintere Tochterindividuum gelangt, weiss man nicht.

Es ist hier der Ort, auf eine hochinteressante Erscheinung aufmerksam zu machen, die von BALBIANI (1891) und dann von JOHNSON (1893) bei Stentor beobachtet worden ist, nämlich die von Zeit zu Zeit vorkommende vollständige Atrophie des gesammten Apparates der nutritiven Organellen und seine vollständige Neubildung. Die Erscheinung steht jedenfalls mit der starken functionellen Abnutzung in Beziehung. Der Vorgang der Neubildung des Stirnfeldes, der adoralen Zone, des Cytopharynx verläuft dabei genau in derselben Weise wie bei der Neubildung dieser Theile während der Fortpflanzung. Anfänglich seitlich am Körper, nehmen sie in dem Maasse ihre definitive, terminale Lage ein, als der alte nutritive Apparat atrophirt. Am Kern treten dabei genau die gleichen Veränderungen auf wie bei der Theilung: Zusammenfliessen der Perlen, Verkürzung, Condensation, Verlängerung, Wiederausbildung der Perlschnurform. Nur findet die Theilung des Kernes nicht statt, und die Zahl der Perlen wird bei der Wiederausbildung der Perlschnurform nicht, wie es bei der Fortpflanzung geschieht, auf das Doppelte vermehrt, sondern es wird einfach wieder die frühere Zahl hergestellt.

3) Peritricha. Die Theilung der Vorticellen ist oft beobachtet worden, doch sind unsere Kenntnisse darüber immer noch lückenhaft. Wenn sich eine Vorticellide zur Theilung anschickt, so zieht sie ihre Peristomscheibe (Wimperscheibe) zurück und schliesst den Peristomsaum über ihr. Dann bildet sich dem alten Vestibulum gegenüber in der

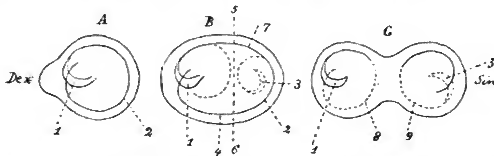


Fig. 191. *A*, *B*, *C* **Schemata zur Veranschaulichung** der das Vestibulum und die adorale Zone betreffenden Vorkommnisse bei der **Theilung der Vorticelliden.** *A* **Schema des Peristomfeldes** eines nicht in Theilung befindlichen Thieres. *1* Vestibulum, *2* adorale Zone. *B* **Dasselbe in Theilung** (nach der Darstellung FABRE's 1887 für Leiotrocha). Der rechte Sprössling behält das alte Vestibulum *1* und ergänzt die adorale Zone in der Richtung der punktirten Linie. Der linke Sprössling bildet den oralen Theil der adoralen Zone (punktirte Linie) und das Vestibulum (*3*) neu. Gewisse Theile der alten Zone *2*, nämlich die Strecken *4* und *7*, gehen jedenfalls zu Grunde. Die Linie *5*—*6* bezeichnet die vermuthliche Theilungsebene. *C* **Fortgeschrittenes Stadium,** die beiden Zonen ausgebildet und getrennt. *1* Das alte, *3* das neue Vestibulum, *8* und *9* die neu gebildeten Theile der beiden adoralen Zonen. *Dex* Rechte oder orale, *Sin* linke oder aborale Körperseite. Nach BÜTSCHLI 1887—1889.

Peristomfurche ein neues Vestibulum. Die adorale Zone verlängert sich, indem sie ihre Windung in Form einer Schraubenlinie fortsetzt, und taucht in das neue Vestibulum hinunter. Die in der späteren Theilungsebene liegenden Theile der alten adoralen Zone atrophiren wahrscheinlich, während der zum alten Vestibulum gehörende Theil der Zone sich wieder zu einer perfecten Zone ergänzt. Das alles geschieht in der Weise, dass die Zone des rechtsseitigen Sprösslings (mit dem alten Vestibulum) ihre alte Orientirung beibehält, während die des linken ihr gegenüber um 180° gedreht ist. Die Windungsrichtung beider ist dieselbe. Während diese Vorgänge sich abspielten, hat sich der Körper verbreitert und ist an ihm eine mediane Längsfurche aufgetreten. Der Makronucleus hat sich zuerst stark verkürzt und dann zum Zwecke der Theilung quer in die Länge gestreckt (Fig. 192). Auch der Mikronucleus schickt sich zur (mitotischen) Theilung an. Nach vollendeter Kerntheilung muss bei der Körpertheilung der Peristomraum sich in einen rechten und einen linken theilen, das kann nur durch Verwachsung seiner Decke (des zusammengezogenen Peristomsaumes) mit seinem Boden (der alten Wimperscheibe)

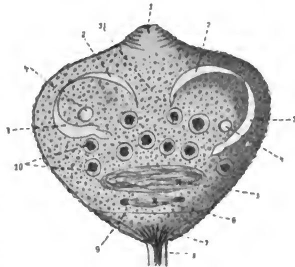


Fig. 192. **Carchesium polypinum** Ehrbg. Theilungszustand in seitlicher Ansicht. *1* Stelle des zusammengezogenen und verschlossenen Peristomrandes, *2* die beiden getrennten Peristomhöhlen, *3* die beiden Vestibula, *4* die beiden pulsirenden Vacuolen, *5* der Makronucleus, der sich vorher stark zusammengezogen hatte und sich jetzt zur Theilung anschickt, *6* der in Theilung befindliche Mikronucleus, *7* Myoneme, die sich zum Stielmuskel vereinigen, *8* Stiel, *9* Linie, an welcher der hintere Wimperkranz auftritt, *10* Nahrungsvacuolen, *11* Stelle, wo die Decke des ursprünglich einheitlichen Peristomraumes mit dem Boden (der alten Wimperscheibe) verwachsen ist, wodurch die Trennung der beiden Tochterperistomhöhlen erfolgte. Nach Bütschli, in Leuckart's Wandtafeln.

geschehen. Nach erfolgter Körpertheilung bricht jeder der beiden Peristomräume nach aussen durch. Die neugebildete (linkes Individuum) oder restaurirte (rechtes Individuum) Wimperscheibe tritt aus der Oeffnung hervor und entfaltet sich, und die adorale Zone tritt in Action. Nur wenn sich ein Sprössling loslöst, um fortzuschwimmen und sich anderswo anzusiedeln (einzellebende Vorticellen), öffnet sich sein Peristomraum vor der Hand nicht. An solchen sich loslösenden Sprösslingen tritt der hintere Wimperkranz auf. Wenn sie sich festheften, verlieren sie diesen hinteren Wimperkranz wieder, bilden den Stiel und entfalten die Wimperscheibe aus dem sich weit öffnenden Peristomraum.

Ueber das Verhalten der contractilen Blase, des Reservoirs und des Cytopharynx bei der Theilung ist man nicht unterrichtet.

Ueber die Bütschli'sche Ansicht, dass bei den Vorticelliden die Wimperscheibe dem Rücken anderer Infusorien entspreche, während der ganze übrige Körper den Bauch darstelle, von dessen Mittelpunkt der Stiel abgehe, müssen wir auf dessen Originalabhandlung verweisen (Bütschli

1886). Ist diese Ansicht richtig, so ist die Theilung der Vorticellen nicht eine Längstheilung, sondern eine Quertheilung, wie bei allen übrigen Ciliaten.

4) Hypotricha. Die Hypotricha pflanzen sich durch quere Zweitheilung fort, wobei der gesammte eigenthümliche Wimperapparat der Bauchseite an beiden Tochterthieren vollständig neugebildet zu werden scheint. Neuere Untersuchungen über die feineren Vorgänge bei der Theilung der Hypotricha liegen nicht vor. Solche wären sehr wünschenswerth.

g) Suctoria.

Während bei den Wimperinfusorien Zweitheilung sozusagen die ausschliessliche Fortpflanzungsweise ist, kommt sie bei den Sauginfusorien nur selten vor, vorwiegend in den Gattungen Podophrya und Sphaerophrya. Die Theilung erfolgt in transversaler Richtung. Der Fall ist selten, dass die beiden Tochterthiere sofort einander und der Mutter gleich werden. Gewöhnlich bildet bloss das hintere neue Saugfüsschen und wird sofort der Mutter ähnlich, während das vordere die Saugfüsschen einzieht, Cilien entwickelt und als Ciliospore fortschwimmt, um erst nach einer Periode freier Schwimmbewegung sich festzuheften, die Cilien zu resorbiren und Saugfüsschen vorzustrecken.

B. Fortpflanzung durch Knospenbildung.

Die Vermehrung durch Knospung ist bei den Suctoria die fast ausschliesslich herrschende Fortpflanzungsweise. Sie kommt aber auch, freilich meist vereinzelt, in anderen Abtheilungen vor, so unter den Sarcodinen vornehmlich bei Radiolarien und Heliozoen, unter den Ciliaten bei gewissen Peritrichen (Spirochona, Kentrochonopsis), unter den Geisselthierchen bei der Cystoflagellatenform Noctiluca und unter den Sporozoa bei gewissen Myxosporidien. Da bei den Suctoria fast alle die verschiedenen Hauptformen der Knospenbildung vorkommen, so wollen wir diese Gruppe bei unserer Betrachtung voranstellen.

a) Suctoria.

Die Fortpflanzung durch Knospung führt im Allgemeinen zur Bildung von bewimperten Knospen, die sich als Ciliosporen loslösen und fortschwimmen.

Die Knospung ist entweder eine äussere oder eine innere. In jedem der beiden Fälle kann sie ferner eine einfache oder eine mehrfache (multiple) sein.

Was die Art der Bewimperung der Knospen anbetrifft, so kann man folgende Hauptfälle unterscheiden: 1) Die Knospen sind an ihrer ganzen Oberfläche bewimpert (holotriche Knospen); 2) die Knospen sind nur auf einer Seite, die man als Bauchfläche bezeichnen kann, oder nur an bestimmten Stellen dieser Bauchfläche bewimpert (hypotriche Knospen); 3) die Knospen zeigen vorn, an einer mehr oder weniger deutlichen, ringförmigen Einschnürung, einen oder mehrere Wimperringe (sog. peritriche Knospen.)

1) Die einfache, äussere Knospenbildung (Fig. 193 *A*) lässt sich leicht von jener, oben besprochenen Form der Zweitheilung ableiten, wo die beiden Tochterthiere ungleich sind, indem das vordere Cilien bekommt und als Schwärmer (Ciliospore) davonschwimmt, während das hintere Saugfüsschen treibt und sofort dem Mutterthiere ähnlich wird. Nehmen wir nun an, dass sich das vordere Tochterthier von dem hinteren auch noch durch geringere Grösse auszeichne, so haben wir den Fall der einfachen

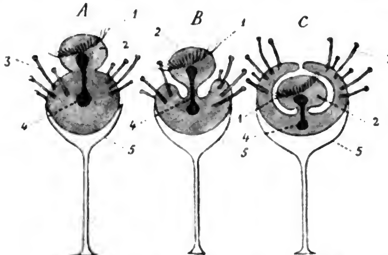


Fig. 193. Vergleich der einfachen äusseren mit der einfachen inneren Knospung bei den **Suctoria**. Schema. *A* Aeussere, *C* innere Knospung, *B* schematische Zwischenform. *1* Wimpern der Knospe, der Einfachheit halber ein einziger Kranz dargestellt, *2* Knospe, *3* Saugtentakel des Mutterthieres, *4* Kern in Theilung, *5* gestieltes becherförmiges Gehäuse.

äusseren Knospenbildung. Dieser im ganzen seltene Fortpflanzungsmodus wurde bei Arten der Gattung Sphaerophrya beobachtet. Er kommt gelegentlich auch bei anderen Suctorien (z. B. Ephelota) vor, die sich sonst durch multiple äussere Knospung fortpflanzen, und zwar nur bei kleinen Individuen.

2) Die multiple äussere Knospung. Ein schönes Beispiel dieser Vermehrungsweise liefert uns Ephelota (Podophrya) gemmi-

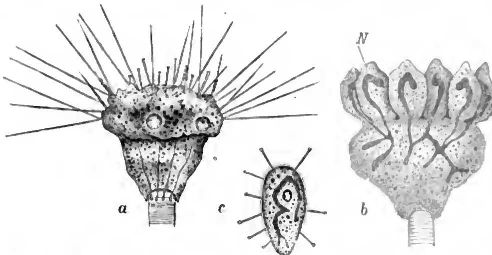


Fig. 194. **Ephelota (Podophrya) gemmipara**, nach R. Hertwig (aus Claus, Zoologie). *a* Mit ausgestreckten Saugröhrchen und Fangfäden, mit 2 contractilen Vacuolen, *b* mit Knospen, in welche Fortsätze des verästelten Kernes *N* eintreten, *c* losgelöster Schwärmer.

para (Fig. 194), deren Fortpflanzung von R. Hertwig (1876), genau untersucht wurde. R. Hertwig resumirt die Beschreibung des Vorganges selbst kurz, wie folgt: „Der hufeisenförmige Kern (Makronucleus) treibt zahlreiche sich verästelnde Knospen. Ueber den Enden der Kernknospen bilden sich auf der Körperoberfläche kleine Höcker, in welche die sich verlängernden Endäste des Kernes hineinwachsen. Hier biegen sich letztere hufeisenförmig um; die an Grösse zunehmenden Höcker höhlen sich auf einer Seite muldenförmig aus und bedecken sich auf derselben mit Flimmern. Dann schnürt sich zuerst der neugebildete Kern, demnächst der ganze Schwärmer ab, worauf letzterer nach längerem Umherschwimmen sich fixirt, einen Stiel ausscheidet und eine neue Podophrya bildet.“ Die hypotrich bewimperten Schwärmer besitzen eine Einstülpung, die an ein Cytostoma erinnert.

Die Knospen werden bei Ephelota gleichzeitig gebildet. Ihre Zahl ist gewöhnlich 4 oder 6, seltener 8—12, bei kleinen Exemplaren nur 2 oder 1. Sie stehen im Kranze am Vorderende und kehren ihre concave, sich mit Wimpern ausrüstende Seite der Hauptaxe des Mutterthieres zu. Während der Knospung werden die Fangfäden und Saugröhrchen nicht eingezogen.

Unlängst (1896) hat C. Ishikawa die Knospung bei einer japanischen Ephelota-Art verfolgt. Bei dieser Art treten die Tentakel (Greiftentakel und Saugröhrchen) schon an den Knospen auf, bevor sie sich loslösen. Die Schwärmer haben also Cilien und Tentakel. Ferner wird bei der japanischen Art noch eine zweite Art Knospen gebildet, „welche die ganze Gestalt des erwachsenen Individuums annehmen, wenn sie noch mit dem Mutterkörper zusammenhängen“.

3) Die einfache innere Knospung ist die verbreitetste Form der Knospung bei den Suctoria. Sie wurde beobachtet bei Tokophrya, Dendrocometes, Stylocometes und gewissen Acineten. Man kann sie von der einfachen äusseren Knospung ableiten, wenn man annimmt, dass die Stelle, an welcher sich bei dieser die Knospe bildet, in den Grund einer von aussen in das Körperinnere vordringenden Einstülpung, den sogenannten Brutraum, zu liegen kommt (vergl. Fig. 193).

Wir wählen als Beispiel die einfache, innere Knospenbildung von Tokophrya (Podophrya) quadripartita (Fig. 195) nach den sorgfältigen Untersuchungen von Bütschli (1876). Der Körper dieses Thierchens ist umgekehrt pyramidenförmig. Er zeigt in jeder der 4 Ecken der nach vorn gerichteten Pyramidenbasis einen tentakeltragenden, knopfförmigen Fortsatz. Es kommen, dicht unter der Oberfläche, 3 contractile Vacuolen in bestimmter Lage vor. Zwei davon liegen vorn an zwei gegenüberliegenden Seiten der Pyramidenbasis. Eine dritte liegt weiter hinten, so im Körper, dass Linien, welche die beiden vorderen mit ihr verbinden, in ihr in einem rechten Winkel zusammenstossen. Wir wollen die longitudinale Ebene, in der die beiden vorderen Vacuolen liegen, die Horizontalebene, die auf ihr senkrecht stehende und mit ihr sich in der Hauptaxe schneidende Ebene, in der auch die hintere Vacuole liegt, die Medianebene nennen.

Die Knospung wird eingeleitet durch eine kleine Einsenkung im Centrum der Vorderfläche des Thieres (der Pyramidenbasis). Die Einsenkung dringt in die Tiefe und erweitert sich hier, während ihre Oeffnung nach aussen eng wird. Die fortschreitende Erweiterung geschieht in der Weise, dass die Höhle sich nach hinten in der Medianebene in zwei spaltförmige Kanäle verlängert, einen dorsalen und einen ventralen. Die ganze Höhle ist

also in der Medianebene etwa hufeisenförmig. Die Protoplasmaportion, die von diesem hufeisenförmigen Spalt umfasst wird (also der Boden der Einsenkung), wird zur Knospe. Nun breitet sich die Höhle allmählich auch rechts und links nach hinten aus, so dass die Knospe rings herum herausgeschält wird. Die äussere Oeffnung der Höhle ist zu einem kurzen

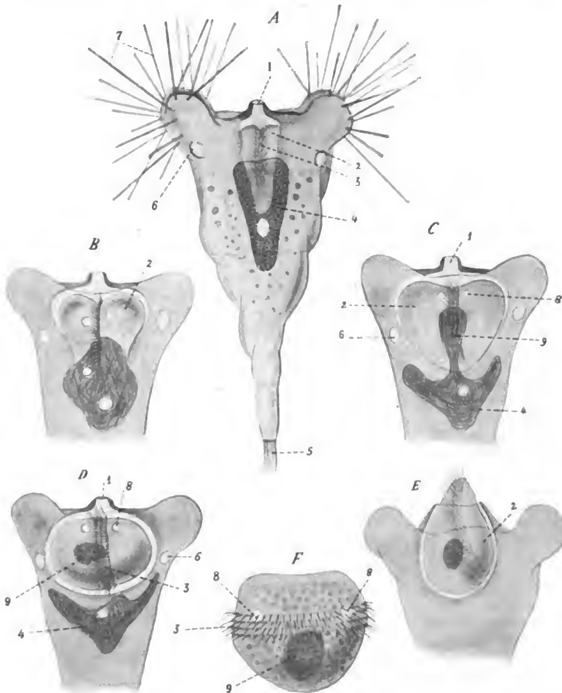


Fig. 195. *A*–*F* **Knospung von Tokophrya (Podophrya) quadripartita** Clp. u. Lchm. *A*–*D* Allmähliche Ausbildung der Knospe nach Beobachtung an einem und demselben Thier, in einem Zeitraum von 2–2½ Stunden. *E* Eine im Ausschlüpfen begriffene Knospe. *F* Eine frei umherschwimmende Knospe (Ciliospore), stärker vergrössert. *1* Geburtsöffnung, *2* Knospe, *3* Wimperkranz der Knospe, *4* Makronucleus, *5* Stiel, *6* pulsirende Vacuolen des Mutterthieres, *7* Saugtentakel, *8* pulsirende Vacuolen der Knospe, *9* Kern (Makronucleus) der Knospe. Nach Bütschli 1876.

rüsselartigen Röhrchen geworden. Sehr frühzeitig tritt an der Knospe in der Medianebene des Mutterthieres ein Wimperbogen auf und bald erscheinen in ihrem Innern auch die drei Vacuolen. Dann bereitet sich der Kern (Makronucleus) zur Theilung vor; der eine Tochterkern kommt in die Knospe zu liegen, der andere bleibt im Mutterthier zurück. Ist die Kerntheilung durch die Verbindungsbrücke zwischen Knospe und Mutter hindurch vollendet, so wird auch sie durchschnürt, und die eiförmige Knospe liegt frei in der Einstülpungshöhle, dem Brutraum. Der Wimperbogen an der Knospe (Ciliospore) ergänzt sich zu einem geschlossenen Wimperring, vermittelst dessen die Knospe in der Bruthöhle rotirende Bewegungen ausführt. Bei ihrem Ausschlüpfen, das sowohl durch eigene Anstrengungen wie durch Contractionen des Mutterleibes bewerkstelligt wird, erweitert sich die Geburtsöffnung (die alte Einstülpungsöffnung) sehr stark.

Bei anderen Formen, z. B. bei Dendrocometes, tritt die Knospe, schon lange bevor sie vollständig herausgeschält ist, aus der Einstülpungsöffnung hervor. Dabei verstreicht natürlich die Einstülpung und verschwindet ihre Oeffnung. Es wird die innere Knospe zu einer äusseren, die sich, nachdem sie ihren Wimperring bekommen, losschnürt und davonschwimmt.

4) Die multiple innere Knospung. Im reichverzweigten Körper von Dendrosoma (Fig. 98 pag. 85) ist Platz genug für eine grössere Zahl von inneren Knospen. Doch wird bei dieser Form in jeder Bruthöhle nur eine Knospe gebildet.

Endlich giebt es Formen (gewisse Tokophryen, Acineten, Trichophryen und die Ophryodendren), bei denen in einer Bruthöhle mehrere Knospen gebildet werden können, die dann successive ausschlüpfen.

Nebenbei mag hier bemerkt werden, dass sich gelegentlich bei Suctorien das ganze Thier in einen Schwärmer verwandeln kann. Das geschieht entweder dadurch, dass die Tentakel eingezogen werden und dass an dem sich abrundenden und loslösenden Körper Cilien auftreten, oder der Vorgang verläuft, z. B. bei Dendrocometes, genau so wie bei der Knospung, nur dass das ganze Protoplasma mit dem ganzen Kern in die Knospe hineintritt. Der Uebergang in den Schwärmerzustand wird bei Dentrocometes durch den Häutungsprocess seines Wohnthieres, Gammarus, bedingt. Er ermöglicht eine neue Besiedlung der Kiemenblättchen nach vollendeter Häutung.

b) Ciliata.

Spirochona (Fig. 196 u. 197). Die Knospenbildung der den Kiemenblättchen von Gammarus aufsitzenden Spirochona gemmipara wurde von R. Hertwig (1877) sehr sorgfältig verfolgt. Bau und Theilung des Makronucleus sind neuerdings von Balbiani (1895) nachuntersucht worden.

Der Beginn der Knospung wird angezeigt durch das Auftreten der Anlage des neuen Peristoms. Die linke (orale) Peristomwand des Mutterthieres stülpt sich an jener Stelle aus, wo sie sich nach rechts gegen den Spiraltrichter umschlägt. Das Wimperkleid im Grunde des Peristoms setzt sich in diese Ausbuchtung, die Anlage des neuen Peristoms (Fig. 196 *A*, 3) fort. Dasselbe erhält sich während des ganzen Knospungsvorganges und wird zur adoralen Zone des Tochterthieres. Am Körper der Spirochina tritt links auf der Bauchseite eine nach vorn gerichtete höckerartige Hervorwölbung auf, die sich immer mehr accentuirt: es ist die junge Knospe.

Die Anlage des neuen Peristoms wird sackförmig, sie wächst in den vorderen Theil der Knospe hinein. Ihre anfänglich weite Communicationsöffnung mit dem Peristom des Mutterthieres wird zu einem engen und dünnen Kanal, der schliesslich verschwindet, so dass dann das Tochterperistom im Innern der Knospe einen allseitig geschlosseneu wimpernden

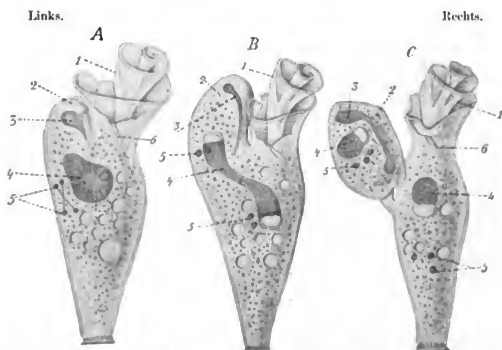


Fig. 196. *A*, *B*, *C* **3 Knospungsstadien von Spirochona gemmipara** Stein. Dorsalansichten. *1* Spiraltrichter des Peristoms des Mutterthieres, *2* Knospe, *3* Peristomanlage der Knospe, *4* Makronucleus, *5* Mikronuclei, *6* Cytopharynx. Nach R. Hertwig 1877.

Hohlraum darstellt. Inzwischen haben sich der Makronucleus und die Mikronuclei (letztere sehr früh) getheilt, wobei die eine Tochterhälfte der Kerne in die Knospe, die andere ins Mutterthier zu liegen kommt.

Die Knospe schnürt sich an ihrer Basis immer mehr vom Mutterthier ab. Eine geraume Weile bleibt sie sodann an diesem, wie eine kurz gestielte Beere, hängen. Während dieser Zeit öffnet sich die Peristomanlage, die sich in die Länge gestreckt hatte, nach aussen.

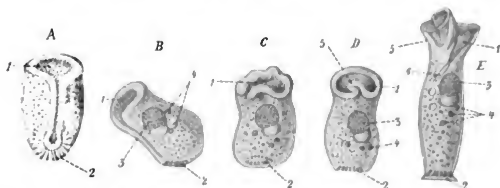


Fig. 197. *A—E* **Spirochona gemmipara** Stein. Entwicklung der Knospe zum jungen Thier. *1* Peristom, resp. Anlage desselben, *2* Strahlenfigur des Protoplasmas, resp. basale Anheftungsplatte, *3* Makronucleus, *4* Mikronuclei, *5* Spiraltrichter des Peristoms, resp. seine Anlage. Nach R. Hertwig 1877.

Die **abgelöste Knospe**, welche träge herumschwimmt, hat keinerlei Aehnlichkeit mit dem Mutterthier. Sie ist annähernd eiförmig, doch etwas abgeplattet. Am ganz stumpfen Vorderende ist sie breit und tief ausgehöhlt, fast wie ein Eibecher. Diese Vertiefung setzt sich auf einer Seite in Form einer breiten Rinne bis fast ans Hinterende fort. Das Ganze ist das Peristom, das sich nach aussen geöffnet hat, und dessen Cilien, die einzigen die am Körper existiren, während dieser Periode als locomotorische Organellen functioniren.

Schliesslich heftet sich die schwimmende Knospe (*Ciliospore*) am Rande einer Gammaruskieme fest und zwar mit dem Hinterende, wo eine besondere radiär gestreifte Stelle zur Festheftung ausgebildet wurde. Anfänglich (Fig. 197 *B*) steht die nunmehrige junge Spirochona schief zur Unterlage und kehrt ihr ihre wimpernde Rinne zu. Dann richtet sie sich auf. Die Längsfurche verschliesst sich durch Zusammenwachsen ihrer wulstigen Ränder, während vorn die ventrale Wand der Peristomvertiefung sich ins Innere derselben einfaltet. Diese Falte ist die erste Anlage des Spiraltrichters.

Der vordere Körpertheil setzt sich nunmehr durch eine halsartige Einschnürung vom Körper ab. Die wulstigen Ränder des Peristoms werden zu dünnen Lippen, dann zu einem dünnen Saum, der sich immer mehr erhebt. Die beiden Ränder der nach innen vorspringenden Falte verwachsen zu einer Lamelle, die immer weiter in die Peristommulde vorwächst und sich dabei in sich selbst einrollt. So entsteht aus ihr der Spiraltrichter. Indem sie rascher nach vorn in die Höhe wächst als der übrige Peristomsaum, kommt die charakteristische Conformation des Peristomabschnittes des erwachsenen Körpers zu Stande. Zur Zeit, als die Anlage des Spiraltrichters etwa eine halbe Windung erreicht hatte, legte sich links im Grunde des hier vertieften Peristoms der Cytopharynx mit dem Cytostoma an.

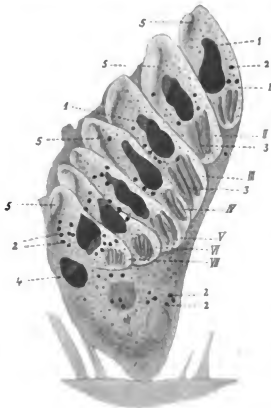


Fig. 198. **Kentrochonopsis multipara** DOFL. mit 7 Knospen *I—VII*, die wahrscheinlich nicht ganz gleichzeitig, sondern in der Reihenfolge von *I—VII* (*I* die älteste) gebildet wurden. *1* Makronuclei der Knospen, *2* Mikronuclei in den Knospen und im Mutterthier. Das ruhende Thier hat 6 Mikronuclei, „deren Vermehrung bei der Knospung zu einem wahren Gewimmel dieser Gebilde führt". *3* Anhäufungen färbbarer Substanz von unbekannter Bedeutung; *4* Makronucleus des Mutterthieres, *5* Peristomanlagen der Knospen. Nach DOFLEIN 1897.

Der Vorgang der Knospung kann sich mehrere Male an demselben Mutterthier wiederholen und „verläuft zuweilen so lebhaft, dass eine zweite Knospe schon entsteht, bevor noch die ältere sich abgelöst hat".

Bei einer neuen, zu den Spirochoninen gehörenden Ciliatenform, **Kentrochonopsis multipara** constatirte DOFLEIN (1897) mul-

tiple Knospung. Doch ist der Knospungsvorgang im Einzelnen noch ganz ungenügend bekannt. Wir verweisen auf die Figur 198 und ihre Erklärung.

c) Lobosa.

Fortpflanzung durch Knospenbildung wurde 1896 von SCHAUDINN bei Leydenia gemmipara SCHAUD., einer in der Bauchhöhlenflüssigkeit

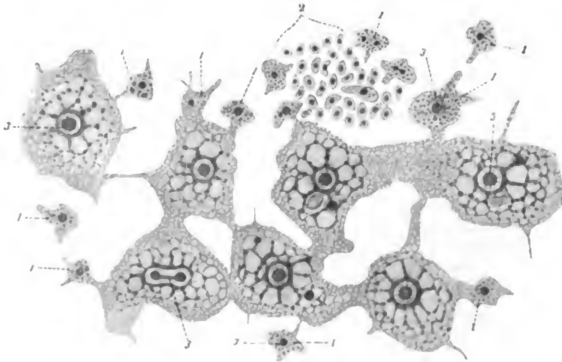


Fig. 199. **Leydenia gemmipara** SCHAUD. Eine Colonie von Amöben in conservirtem Zustand. Vergröss. ca. $^{2400}/_{1}$. *1* Knospen z. Th. losgelöst, *2* Haufen von durch Theilung der Knospen entstandenen Knöspchen (Minimalgrösse 3 μ), *3* Kerne. Nach SCHAUDINN 1896.

asciteskranker Menschen parasitisch lebenden, zu den Gymnamöben gehörigen Sarcodine beobachtet. Dieses Protozoon vermehrt sich sowohl durch Theilung wie durch Knospung. Die Beziehungen zwischen beiden

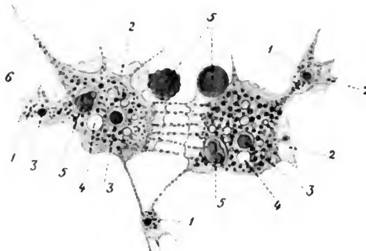


Fig. 200. **Leydenia gemmipara** SCHAUD. Maximalgrösse bis 36 μ. Zwei plastogamisch verschmelzende Amöben mit 3 Knospen nach dem Leben. *1* Knospen *2* hyaline lamellöse Lobopodien, *3* Kerne, *4* pulsirende Vacuolen, *5* rothe Blutkörperchen, *6* körnige, fadenförmige Lobopodien. Nach SCHAUDINN 1896.

Fortpflanzungsarten, zwischen denen eine Grenze sich nicht ziehen lässt, sind in diesem Falle äusserst klar und einfach. Bei der Theilung theilt sich der Kern amitotisch in zwei gleich grosse Tochterkerne; beiden Tochterkernen werden gleich grosse Portionen Protoplasma zugetheilt. Bei der Knospung ist der eine Tochterkern (der Knospenkern) kleiner als der andere, und es wird dem ersteren auch eine kleinere Portion Protoplasma zugetheilt. Die Grösse der Knospe ist immer proportional der Grösse des Knospenkernes. Die Grösse der Knospen (und ihrer Kerne) wechselt innerhalb weiter Grenzen. Die Knospen können sich sofort nach ihrer Losschnürung vom Mutterthier wieder theilen, wodurch kleinere oder grössere Häufchen winzig kleiner Keimlinge (Lobopodiosporen) entstehen.

d) Heliozoa.

Ueber die Knospungsvorgänge bei Heliozoen sind wir durch die Untersuchungen, welche SCHAUDINN (1896) besonders an Arten der Gattung

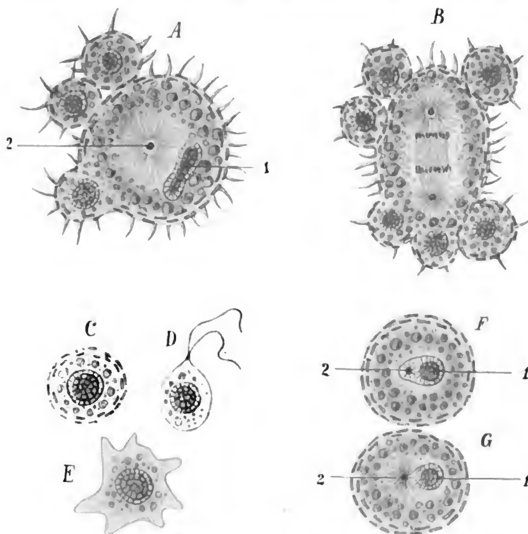


Fig. 201. **Acanthocystis aculeata** HERTW. u. LESSER. *A—G* Knospung. *A* 2 Knospen abgeschnürt, eine dritte in Abschnürung begriffen; der Kern (*1*) in directer Theilung zum Zwecke der Bildung einer neuen (vierten) Knospe. Das Centrosoma (*2*) betheiligt sich nicht an der Knospenbildung. *B* Eine Acanthocystis aculeata mit 6 Knospen, in Theilung begriffen, nach einem Präparat. *C* Abgelöste Knospe. *D* Knospe zu einem Schwärmer (Flagellospore) umgebildet. *E* Amöboid gewordene Knospe. *F* Centralkorn (Centrosoma) im Kern einer Knospe. *G* Austritt desselben aus dem Kern. Nach SCHAUDINN 1896.

Acanthocystis angestellt hat, recht gut orientirt. Die Knospung kommt hier ebenfalls neben der Fortpflanzung durch Theilung vor und kann mit ihr abwechseln.

Während bei der Theilung das Centralkorn sich als echtes Centrosoma aufspielt, der Kern sich mitotisch theilt und die Pseudopodien eingezogen werden, bleibt das Centrosoma an den Knospungsvorgängen gänzlich unbetheiligt. Bei der Knospung theilt sich der Kern direct. Die Pseudopodien werden nicht eingezogen.

Zuerst streckt sich das hier aus chromatischer Substanz bestehende, als Pseudonucleolus bezeichnete, Kernkörperchen in die Länge, wird hantelförmig und schnürt sich durch, worauf der ganze Kern dieser Durchschnürung nachfolgt. Die Kerne können sich noch wiederholt direct theilen, so dass die betreffenden Acanthocystis-Individuen mehrkernig werden, während stets nur ein Centrosoma zu beobachten ist.

Während nun ein Kern im Zellleib des Mutterthieres zurückbleibt, rückt der andere (oder die anderen) an die Oberfläche, „wobei er etwas feinkörniges Entoplasma mitnimmt; er wird dort von grobkörnigem Ektoplasma umhüllt, wölbt mit seinem Plasma allmählich die aus tangentialen und radiären Nadeln bestehende Kieselschale buckelartig hervor und schnürt sich schliesslich als kugelige Knospe ganz von dem Mutterthier ab, indem tangentiale Nadeln zwischen seiner Oberfläche und der des Mutterthieres abgelagert werden."

Der ganze Process dauert 2—4 Stunden. Ein und dasselbe Thier kann sehr zahlreiche Knospen erzeugen, bis zu 24. Nicht selten bleiben diese noch eine Zeit lang mit dem Mutterthier vereinigt, so dass vorübergehend Colonien entstehen.

Bei der die Knospung einleitenden Kerntheilung ist der Knospenkern bisweilen viel kleiner als der im Mutterthier zurückbleibende; so dass man auch von einer Kernknospung sprechen kann.

Nach der Knospung ist das Mutterthier zur Fortpflanzung durch Zweitheilung befähigt (Vergl. Fig. 201 *B*).

Die fertig gebildeten Knospen entbehren sowohl der Pseudopodien, wie des Centrosoma.

Was das weitere Schicksal der Knospen anbetrifft, so hat Schaudinn folgende 4 Fälle ermittelt.

1) Die Knospe löst sich mit ihrer Kieselhülle vom Mutterthier ab, fällt zu Boden, verharrt 3—4 Tage in einem Ruhezustand. Am 5. Tage sodann fängt sie an Pseudopodien auszusenden, sich zu ernähren und zu wachsen. Es tritt in ihrem Protoplasma ein neues Centrosoma auf, welches zuerst im Kern entsteht, aus dem es nach Verlauf mehrerer Stunden ziemlich plötzlich heraustritt.

2) Durch wiederholte Theilung bei directer Kerntheilung entwickeln sich aus der Knospe eine Anzahl Tochterknospen, deren Schicksal dasselbe ist wie im Falle 1.

3) Die Knospe verlässt ihre Kieselhülle als Flagellospore, mit zwei Geisseln ausgerüstet, bewegt sich träge umher, wird unter Entwickelung von Lobopodien amöboid (verwandelt sich in eine Lobopodiospore), rundet sich sodann ab und bildet eine neue Kieselhülle. Sodann Ruheperiode u. s. w. wie bei 1.

4) Die Knospe verlässt die Kieselhülle direct als Lobopodiospore. Nachher Ruheperiode u. s. w. wie bei 1.

Es kommen Uebergänge zwischen diesen verschiedenen Entwickelungsformen vor.

e) Radiolaria.

Knospung wurde bis jetzt nur bei coloniebildenden Radiolarien beobachtet und zwar bei Sphärozoen. Sie findet nur in jugendlichen Colonien statt, bei denen die das extracapsuläre von dem intracapsulären Plasma später sondernde Kapselmembran noch nicht ausgebildet ist. Die Knospen wachsen als rundliche Lappen überall aus dem Zellleib hervor, schnüren sich ab und zerstreuen sich in der gemeinsamen Gallerte. Jede Knospe enthält ein Fettträubchen und mehrere differenzirte Kerne. Was das weitere Schicksal dieser als „extracapsuläre Körper“ bezeichneten Knospen anbetrifft, so konnte in gewissen Fällen ihre Umbildung in jene Form von Flagellosporen beobachtet werden, die unter dem Namen von Anisosporen im Abschnitt „Fortpflanzung durch Zerfalltheilung“ besprochen wird. In sehr vielen Fällen aber verbleiben höchst wahrscheinlich die Knospen in ihrer Muttercolonie und entwickeln sich zu gewöhnlichen Individuen, so dass sich die Colonie auf einmal stark mit neuen Individuen bevölkert. (Vergl. besonders Brandt 1885; nach Famintzin 1889 soll sich freilich die Sache ganz anders verhalten.)

f) Flagellata.

Noctiluca miliaris Sur. (Fig. 202 u. 203). Bei dieser Form kommt neben der Fortpflanzung durch Zweitheilung auch Vermehrung durch Knospenbildung vor (Cienkowski 1871, 1873; Robin 1878; Ishikawa 1894, 1899). Der Knospung geht das vollständige Verschwinden aller äusseren Organellen voraus; auch das Cytostoma verschwindet. Fast das gesammte Plasma zieht sich allmählich zu der stärkeren centralen Ansammlung, dem Centralplasma, zurück, welches den Kern birgt. Zugleich wölbt sich dieses Centralplasma flach-hügelförmig vor. Dann theilt sich der Kern und auch das Centralplasma sondert sich in zwei auseinanderrückende Massen, von denen Plasmastränge allseitig eine Strecke weit ausstrahlen. Die beiden Massen (eine jede mit ihrem Kern) bleiben dabei durch solche feine, anastomosirende Ausläufer in Zusammenhang. Eine jede erscheint wieder hügelförmig über die Oberfläche vorgewölbt. Der Theilungsvorgang wiederholt sich nun in derselben Weise mehrere Male, bis sich das Centralplasma in eine grosse Menge von immer

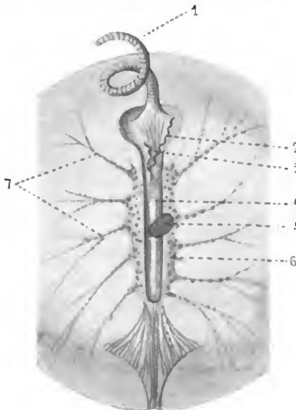


Fig. 202. **Noctiluca miliaris** Sur. von der oralen (ventralen) Seite. *1* Bandgeissel, *2* Flagellum, *3* Zahn, *4* Mundspalte, *5* Kern, *6* Centralplasma, *7* von dem Centralplasma ausgehende, sich verästelnde Plasmastränge. Nach Bütschli 1885.

kleiner werdenden Klümpchen, ein jedes mit seinem Kern, getheilt hat, die alle hügelförmig vorgewölbt sind. Alle diese Hügel bilden zusammen eine Scheibe an der Oberfläche des Mutterthieres. Schliesslich schnüren sich die Hügel oder Knospen ab, derart, dass der Kern in sie eingeschlossen wird und sie nur noch durch ein dünnes Stielchen mit der Oberfläche der Noctiluca zusammenhängen. Nachdem nun jede Knospe noch ein Flagellum entwickelt hat, löst sie sich los und schwimmt als G e i s s e l s c h w ä r m e r (Flagellospore) davon.

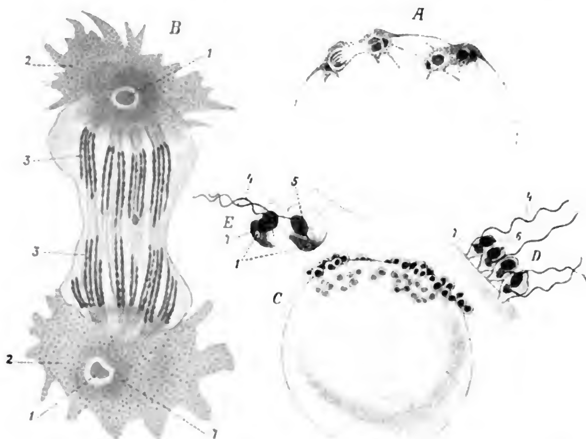


Fig. 203. **Knospung von Noctiluca miliaris** Sur. *A* Frühes Stadium der Knospung mit im Ganzen 4 Kernen, von denen 2 sichtbar sind; links Kern und Zelle in Theilung, rechts Kern schon getheilt, $^{120}/_{1}$. *B* Zell- und Kerntheilung bei der Knospung, sehr stark vergrössert. *C* Stadium mit 51 Kernen; die der gegenüberliegenden Seite blass dargestellt. *D* Reife Knospen (Sporen) unmittelbar vor der Loslösung vom Körper des Mutterthieres. *E* 2 Sporen nach der Loslösung. *1* Centrosoma, *2* Protoplasma, *3* Chromosomen, *4* Geisseln, *5* und *6*-Kerne, *7* besonders beschaffenes Protoplasma (Bildungsplasma, Archoplasma). Nach Ishikawa 1894 und 1899.

Es werden etwa 300 bis 500 Flagellosporen gebildet. Ueber die feineren Vorgänge, das Verhalten des Kernes und eines Körperchens, welches vollständig die Rolle eines C e n t r o s o m a spielt, und des sogenannten Archoplasmas bei der Knospung vergl. Ishikawa 1894 und 1899, ferner auch Fig. 203 *B*.

Die ganze Bildungsweise der Knospen erinnert an die sogenannte discoidale Furchung telolecithaler, meroblastischer Eier höherer Thiere. Sie zeigt aber auch eine grosse Aehnlichkeit mit manchen Formen der Conitomie (Sporenbildung). Von der typischen Knospung weicht die Flagellosporenbildung von Noctiluca besonders dadurch ab, dass das

Mutterthier (resp. seine wesentlichen Theile: Plasma und Kern) seine Selbständigkeit, seine Individualität, verliert; dass es ganz wie bei der Zerfalltheilung in der Bildung der Knospen oder Sporen aufgeht, während bei der echten Knospung das knospende Mutterthier sich erhält und wieder neue Knospen zu erzeugen vermag.

Die Form der Schwärmer (Flagellosporen) ist bilateral-symmetrisch, vorn abgerundet, hinten ziemlich zugespitzt, auf der Rückenseite und vorn an der Bauchseite gewölbt, hinten auf der Bauchseite leicht vertieft. Vor der ventralen Aushöhlung, dem Vorderende mehr genähert, ist eine Querfurche, die auch auf den Rücken übergreifen kann. In ihr entspringt die Geissel und zwar in der Nähe des noch erhaltenen Centrosoma. Neben der Geissel kann noch ein dickeres, unbewegliches, cylindrisches Anhängsel vorkommen. Beim Schwimmen ist die Geissel nach hinten gerichtet.

Das weitere Schicksal der Schwärmer, ihre Entwickelung zu jungen Noctiluca, ist noch nicht bekannt. Es scheint, dass die Fortpflanzung durch Knospung vorzugsweise an Individuen auftritt, welche conjugirt haben.

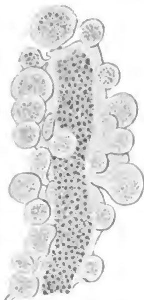


Fig. 204. **Myxidium lieberkühni** in Knospung, mit zum Theil schon frei gewordenen Knospen. Nach Ludwig Cohn (1895) 1896.

g) Sporozoa.

Bei gewissen **Myxosporidien** kommt neben der Fortpflanzung durch Sporenbildung (siehe dort) eine zweite Art der Fortpflanzung vor, die an Knospung erinnert und die eine Vermehrung der Individuen innerhalb des nämlichen Wohnthieres bezweckt. So wölbt sich der vielkernige Plasmaleib von Myxidium lieberkühni Bütschli (Fig. 204) vor der Zeit der Sporenbildung zu zahlreichen, beerenförmigen, selbst wieder mehrkernigen Knospen vor, die sich abschnüren, weiter wachsen und durch Sporenbildung fortpflanzen (Cohn 1896, Doflein 1898, 1899).

C. Die Fortpflanzung durch Zerfalltheilung* (Sporenbildung).

(Conitomie Haeckel.)

Diese Fortpflanzungsweise ist bis jetzt fast allgemein schlechthin als Sporenbildung bezeichnet worden. Allein das Charakteristische der Zerfalltheilung ist nicht die Bildung von Sporen an und für sich, sondern die besondere Art, wie die Sporen gebildet werden. Sporen sind kleine, einzellige Fortpflanzungskörper, aus denen sich, mit oder ohne vorhergehende Karyogamie, wieder neue ausgebildete Individuen der betreffenden Protozoenarten differenziren. Solche Sporen können gebildet werden

1) durch rasch fortgesetzte und wiederholte Zweitheilung, wobei die jeweilen durch Zweitheilung (Hemitomie) entstehenden Tochterzellen nicht Zeit haben, zur Grösse und zum Bau des Mutterthieres heranzugedeihen, sich auch während der ganzen Dauer des Processes nicht

selbständig ernähren. Diese Art der Sporenbildung (Polytomie HAECKEL) ist bei Ciliaten und namentlich bei Flagellaten ziemlich verbreitet.

2) Es werden Sporen auf dem Wege der äusseren oder inneren, der einfachen oder multiplen Knospung gebildet. Die sich loslösenden Knospen sind eben Sporen, denen man es nicht ansieht, ob sie auf diese oder eine andere Weise gebildet wurden. Siehe den vorhergehenden Abschnitt.

3) Die Sporen werden auf folgende Weise gebildet. Der Zellleib der sich fortpflanzenden Protozoenzelle bleibt zunächst ungetheilt. Der Kern (oder die Kerne) hingegen vermehrt sich auf diese oder jene Weise, bis eine bestimmte, gewöhnlich grosse, Anzahl von Kerndescendenten im Plasma des ungetheilten Zellleibes entstanden sind. Jetzt zerfällt das Protoplasma des Zellleibes simultan in ebenso viele Klümpchen wie Sporenkerne gebildet wurden, so dass jeder Sporenkern sein Protoplasmaklümpchen erhält, das dadurch zur Spore wird. Diese Art der Sporenbildung ist es, von der wir in diesem Abschnitt als von einer „Zerfalltheilung" sprechen. HAECKEL hat sie als Staubtheilung (Conitomie) bezeichnet: „gleichzeitiger Zerfall des ganzen Zellkörpers in eine staubartige Masse von sehr zahlreichen und kleinen Sporen." Die Bezeichnung ist deshalb nicht ganz zutreffend, weil nicht immer „sehr zahlreiche" Sporen gebildet werden.

Mit Bezug auf das Verhalten des Zellleibes bei der Zerfalltheilung kann man zwei Fälle unterscheiden. In dem einen Falle wird das gesammte Protoplasma zur Bildung der Sporen aufgebraucht. In dem anderen bleibt ein Theil veränderten Protoplasmas unverbraucht als zum Untergang bestimmter Restkörper zurück, der nicht selten besondere Einschlüsse (Pigment etc.) enthält.

Was das Verhalten des Kernes bei seiner der Zerfalltheilung vorausgehenden Vermehrung anbetrifft, so ist dasselbe nach den vorliegenden Untersuchungen ein dreifach verschiedenes:

1) Der Kern vermehrt sich durch fortgesetzte directe Zweitheilung.

2) Der Kern vermehrt sich durch fortgesetzte indirecte (mitotische) Zweitheilung.

3) Der Kern vermehrt sich durch simultanen Zerfall in mehrere bis zahlreiche Tochterkerne.

Diese letztere erst in der Neuzeit bekannt gewordene multiple Kernvermehrung stellt also am Kerne denselben Vorgang dar, der sich nachher am ganzen Zellleib abspielt.

(Da bei den Protozoen auch Kernvermehrung durch Knospung vorkommt, so erweist es sich, dass sich bei der Vermehrung der Protozoenkerne die gleichen drei Hauptkategorien wiederholen, wie bei der Fortpflanzung ihres ganzen Zellleibes: Zweitheilung, Knospung und Zerfalltheilung.)

Vor der Zerfalltheilung verschwinden gewöhnlich die äusseren Organellen (wenn solche vorhanden sind); Lobopodien, Pseudopodien, Flagellen werden eingezogen. Der Körper umgiebt sich sodann gewöhnlich mit einer einfachen oder mehrfachen Cystenhülle.

Doch kommt der Fall nicht selten vor, dass der Process der Zerfalltheilung sich am Zellleib nackter Protozoen abspielt.

Die neueren Untersuchungen berechtigen uns durchaus zu der Annahme, dass auch bei allen durch Zerfalltheilung sich vermehrenden

Protozoen von Zeit zu Zeit geschlechtliche Vorgänge sich abspielen, dass bei gewissen Generationen Karyogamie (Conjugation, Copulation) eintritt.

Man bezeichnet am besten die geschlechtliche Vermehrung, welche nach erfolgter Karyogamie eintritt, mit HAECKEL als Amphigonie, die sich so vermehrenden Individuen als Amphionten (herangewachsene Zygoten), während die ungeschlechtliche (parthenogenetische) Vermehrung, jene, welcher keine Karyogamie vorausgeht, zweckmässig Monogonie genannt wird. Die in dieser Weise sich vermehrenden Individuen heissen Mononten.

Die Amphigonie ist auch hier wie bei anderen Vermehrungsarten die seltenere, die Monogonie die häufigere Fortpflanzungsweise. Nach einmalig erfolgter Amphigonie vermag sich die Art mehrere bis viele Generationen hindurch durch Monogonie fortzuflanzen. Es herrscht also ein Generationswechsel. Mehrere aufeinander folgende Generationen von Mononten, die sich ohne dazwischentretende Karyogamie, also ungeschlechtlich, durch Monogonie fortpflanzen, wechseln ab mit einer Generation von Amphionten, an denen sich die geschlechtlichen Vorgänge der Karyogamie abgespielt haben und deren Amphigonie eine Fortpflanzung durch Zerfalltheilung ist, die wieder eine erste Generation von Mononten liefert [1]).

a) Lobosa.

Dass Zerfalltheilung (Sporenbildung) neben der Fortpflanzung durch Zweitheilung auch bei den Lobosen vorkommt, wurde bei der monographischen Darstellung von Amoeba schon hervorgehoben. Bei dieser Gelegenheit wurde die (mit Generationswechsel verknüpfte) Sporenbildung von Paramoeba eilhardi SCHAUD. und die Sporenbildung von Amoeba proteus ausführlich geschildert. Vergl. p. 44 u. ff.

Aber auch bei den Thecamöben ist Sporenbildung durch Zerfalltheilung bekannt geworden. So z. B. bei den zwei- bis vielkernigen Arcellen und Difflugien, bei denen sich, nachdem zahlreiche Kerne gebildet sind, im von der Schale eingeschlossenen Weichkörper Protoplasmaportiönchen, um jeden Kern eines, sondern, die durch die Oeffnung der Schale austreten und, soviel man weiss ohne ein Schwärmerstadium zu durchlaufen, sich unter Bildung einer neuen Schale direct wieder zu jungen Arcellen und Difflugien ausbilden.

Sehr genau ist die Fortpflanzung durch Zerfalltheilung bei einer nicht direct zu den Thecamoeben zu rechnenden, aber in ihre Nähe zu stellenden Sarcodinenform beobachtet worden, bei Trichosphaerium sieboldi SCHN. Bei dieser Form herrscht ein Generationswechsel zwischen zwei verschiedenen Generationen, die sich aber beide durch Zerfalltheilung fortpflanzen. Die Kenntniss dieser Vorgänge ist so wichtig, dass wir

1) Mit Recht bemerkt GRASSI (1900), dass man auch bei den Schizomyceten nach einer geschlechtlichen Generation suchen müsse. Er hat die Ueberzeugung, dass zur Zeit der vollständige Entwickelungscyclus keines einzigen Bakteriums bekannt ist. Die Bakteriologen sollten dieser Suggestion die grösste Aufmerksamkeit zuwenden, die zu Entdeckungen von fundamentaler Bedeutung führen könnte. Die Erscheinung z. B., dass die Cholera und das gelbe Fieber in Europa nicht endemisch geworden sind, könnte vielleicht dadurch ihre Erklärung finden, dass in Europa die für das Auftreten der Geschlechtsgeneration der Krankheitserreger nöthigen Bedingungen fehlen. Aus dem Fehlen der Geschlechtsgeneration könnte sich vielleicht auch das Erlöschen gewisser Epidemien, und viele Thatsachen des grösseren oder geringeren Infectionsvermögens einer und derselben Bakterienart erklären. So GRASSI.

der Lebensgeschichte von Trichosphaerium einen besonderen Abschnitt widmen.

Der Generationswechsel von Trichosphaerium sieboldi Schn.

(Nach Fritz Schaudinn 1899.) Fig. 205 und 206.

I. Der erwachsene Amphiont (Schizont, Schaudinn [Fig. 205). Trichosphaerium tritt in zwei Formen auf, die in den meisten Charakteren übereinstimmen, in einigen aber voneinander abweichen und die sich in etwas verschiedener Weise fortpflanzen. Die beiden Formen gehören einem Zeugungskreise an, so dass also ein Generationswechsel herrscht. Die Individuen der Generation der Amphionten entstehen aus Zygoten, die durch totale Conjugation von zwei gleichen Gameten gebildet werden, welche die Form von Flagellosporen haben. Die Amphionten pflanzen sich einerseits durch Zwei- oder Vieltheilung, andererseits durch Zerfalltheilung (Conitomie) fort. Im letzteren Falle liefern sie Sporen, die sich ohne dass Karyogamie stattfände, direkt zu Individuen der zweiten Generation, zu Mononten, ausbilden. Die Mononten pflanzen sich ihrerseits wieder durch Zerfalltheilung (Conitomie) fort und zerfallen dabei in Flagellosporen, welche, ausschwärmend, als Gameten zur Karyogamie bestimmt sind. Die durch Kargogamie zweier Flagellosporen entstehenden Zygocyten oder Zygoten wachsen wiederum zu Amphionten aus. Der Zeugungskreis ist geschlossen.

Trichosphaerium ist eine marine Form, die überall und oft massenhaft in Seewasseraquarien auftritt. Das Lebewesen zeichnet sich durch überaus grosse Lebenszähigkeit einerseits, durch ganz aussergewöhnliche Langsamkeit der Lebensverrichtungen anderseits aus. Es vegetirt im Schlamm oder auf Algen. Es kann einen Durchmesser von bis 2 mm erreichen.

Der Körper ist kuglig oder ganz unregelmässig. Er ist von einer Gallerthülle umgeben, welche allen seinen Formveränderungen folgt. Diese Hülle ist von persistirenden Oeffnungen zum Durchtritt der Lobopodien durchbrochen. Es sind diese Oeffnungen bald einfache kreisrunde Durchbrechungen der Gallerthülle, bald ist ihr Rand verdickt und stärker lichtbrechend. Der verdickte Rand kann zitzenförmig vorgezogen sein. Häufig ist der Mündungsrand ausgestülpt. Beim Zurücktreten der Lobopodien werden die Oeffnungen verschlossen.

Auf der Gallerthülle der Amphionten befinden sich eigentümliche Stäbchen oder Borsten, die den Mononten fehlen. Sie sind keine Fremdkörper, sondern von den Amphionten selbst gebildet. Sie stehen dicht nebeneinander, senkrecht zur Oberfläche und bestehen vorwiegend aus kohlensaurem Magnesium.

Die aus den engen Oeffnungen der Gallerthüllen vortretenden Lobopodien sind lang, fadenförmig, drehrund, absolut hyalin, stark lichtbrechend und sie endigen abgerundet. Sie sind nicht klebrig und dienen weder zur Locomotion noch zur Nahrungsaufnahme. Die Lobopodienöffnungen wären viel zu eng, um als Eingangspforten für die Fremdkörper zu dienen, welche man im Innern des Weichkörpers findet. Wahrscheinlich dienen sie ausschliesslich als Tastorganellen. Sie führen fortwährend tastende und drehende Bewegungen aus, ähnlich denen, die für die Axopodien von Camptonema (p. 111) geschildert wurden. Sie sind bei der Locomotion nach vorn gerichtet. Werden sie zurückgezogen,

etwa bei Berührung eines Fremdkörpers, so geschieht dies nur sehr langsam.

Die Bewegung, ein überaus langsames Vorwärtsfliessen, geschieht durch Gestaltveränderung des Körpers. Indem Trichosphaerium in der Minute 10 μ Wegstrecke zurücklegt, ist es wohl das langsamste Protozoon.

Die Nahrungsaufnahme erfolgt ähnlich wie bei den Amöben durch Umfliessen seitens des Weichkörpers. „Wenn der Organismus auf seinen Wanderungen auf einen Fremdkörper stösst, so bleibt der

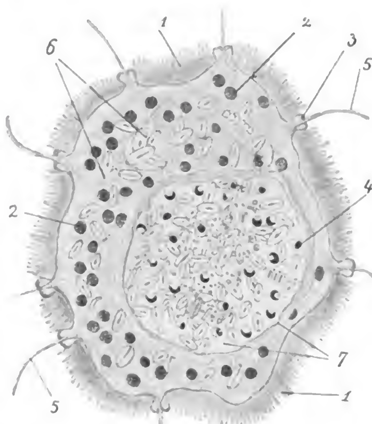


Fig. 205. **Trichosphaerium sieboldi** SCHN., nach SCHAUDINN 1899. Schnitt durch einen Amphionten. Vergrösserung $^{560}/_{1}$. Das Thier hat einen anderen Amphionten derselben Art (7) gefressen, welcher bis auf die Hülle, die Kerne und die unverdaulichen Nahrungsreste verdaut ist. Daneben andere Nahrungseinschlüsse (Diatomeen). *1* Stäbchen der Hülle, *2* Kerne des verdauenden Trichosphaerium, *3* Lobopodienöffnungen, *4* Kerne des gefressenen Trichosphaerium, *5* Lobopodien, *6* aufgenommene Nahrung (Diatomeen).

letztere zwischen den Stäbchen an der klebrigen Gallerte der Hüllschicht haften; langsam wälzt sich nun der Weichkörper weiter und drückt so, indem er wie eine zähe Teigkugel darüber fliesst, den Fremdkörper durch die Gallerthülle hindurch in das Plasma hinein.“ Alles das geschieht äusserst langsam. Die verschiedensten auf dem Wege angetroffenen Fremdkörper gelangen so in den Zellleib hinein: Algenfäden, Diatomeen, Bacillarien, Cyanophyceen, Ueberreste von Thieren, Copepodennauplien, Infusorien, Rhizopoden, daneben aber auch Sandkörnchen, Reste und Bruchstücke von Foraminiferengehäusen und aller mögliche Detritus. Als echter Kannibale verzehrt und verdaut Trichosphaerium auch kleinere Individuen der eigenen Art (Fig. 205).

Ueber die Grundsubstanz des Weichkörpers, der keine Differenzirung in Ekto- und Endoplasma erkennen lässt, gelangte SCHAUDINN zu folgender Auffassung, zu der er schon bei der Untersuchung von Calcituba gekommen war. „Die Grundsubstanz ist aus zwei optisch differenten Bestandtheilen zusammengesetzt. Eine stärker lichtbrechende

und eine hellere Substanz sind in Form einer Emulsion durcheinander gemengt, doch in äusserst feiner und gleichmässiger Weise. Die hellere Substanz erfüllt in Tröpfchenform die stärker lichtbrechende so vollständig, dass die letztere optisch nur als das Fadenwerk eines feinen Netzes erscheint, während die hellen Tropfen die Maschenräume bilden." Dabei hat man sich die stärker lichtbrechende Substanz nicht etwa als fest, sondern als zähflüssig vorzustellen.

Der Weichkörper erscheint braun gefärbt, was von den zahlreichen und verschiedenartigen Einschlüssen herrührt, als da sind: Flüssigkeitsvacuolen, Nahrungskörper, Föcalballen (Sterkome), Excretkörner, Fettkörner, Reservekörperchen, Commensalen.

Rasch pulsirende Vacuolen fehlen. Immerhin finden sich im Weichkörper mehr oder weniger zahlreiche wasserklare Flüssigkeitsvacuolen, die ihre Gestalt und Grösse langsam ändern können, doch so langsam, dass man die Veränderungen nur nach grösseren Intervallen mit Hülfe des Zeichenprismas feststellen kann. Vielleicht wird der Wasserwechsel im Protoplasma ebenso gut wie durch eine rhythmisch pulsirende Vacuole durch die sehr langsamen Contractionen und Expansionen zahlreicher Flüssigkeitsvacuolen erreicht. Dieser Satz hat möglicherweise auch für die Foraminiferen und Radiolarien, denen pulsirende Vacuolen fehlen, Gültigkeit.

Von der aufgenommenen Nahrung wurde schon gesprochen. Sie wird in Nahrungsvacuolen eingeschlossen, in denen sie verdaut wird. Die nicht verdaubaren Nahrungsreste werden zu grösseren Klumpen zusammengeballt und dann ausgestossen. Bisweilen bleiben sie aber, durch Kitt zu stark lichtbrechenden, kugeligen Körpern, den „Sterkomen" verbunden, lange Zeit im Weichkörper zurück. Ueber die muthmaasslichen Gründe dieser Erscheinung vergleiche man die Originalarbeit p. 46 und 47.

Grüngelbe bis graubraune, oft krystallinische sehr stark lichtbrechende Excretkörner finden sich bei thierischer Nahrung in grösserer, bei pflanzlicher in geringerer Zahl im Protoplasma. Chemisch verhalten sie sich wie die von Paramaecium, vergl. p. 62.

Kleine, stark lichtbrechende Körnchen, die vor der Encystirung auftreten, später aber wieder verschwinden, sind Proteinkrystalloide und dienen als Reservestoffe.

Interessant ist das gelegentliche Vorkommen von braunen Zellen, einzelligen pflanzlichen Commensalen, die zu den Euflagellaten und zwar zu Cryptomonas gehören (Cr. brandti Schaudinn). Sie finden sich regellos zerstreut durch das Protoplasma. Schaudinn fand keine Andeutung, dass sie verdaut werden, selbst bei hungernden Thieren nicht. Er untersuchte die Organisation dieser braunen Zellen, verfolgte ihre Vermehrung durch Zweitheilung und constatirte, dass sie bei hungernden Trichosphärien aus ihrer platzenden Zellmembran nach Art von Amöben hervor- und aus dem Wirthe herauskriechen, Cryptomonasform annehmen, zwei Geisseln entwickeln und fortschwärmen.

Was die Kernverhältnisse betrifft, so ist der ganz junge, sich aus der Zygote differenzirende Amphiont einkernig. Der Kern theilt sich aber frühzeitig, und der Amphiont wird bei fortschreitendem Wachsthum durch fortgesetzte mitotische Kerntheilung vielkernig. Stets theilen sich alle Kerne gleichzeitig.

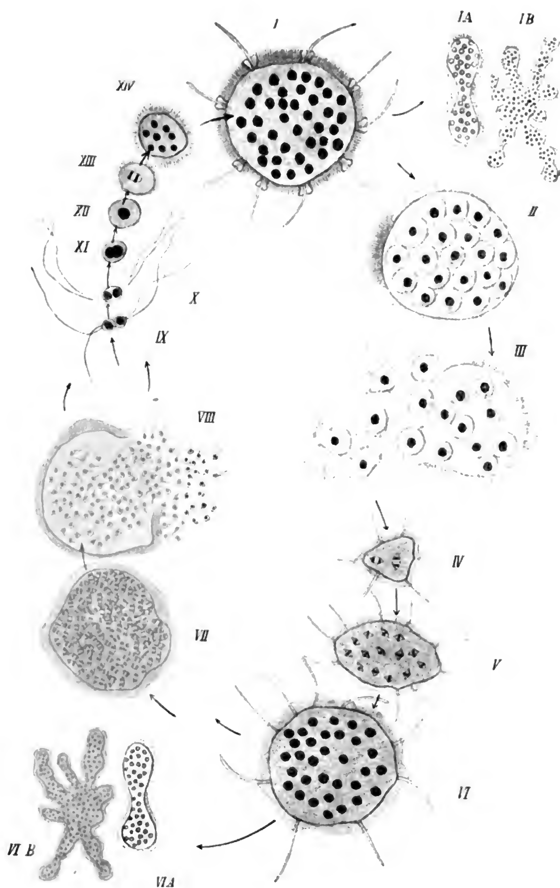

I
IA
IB
II
III
IV
V
VI
VI A
VI B
VII
VIII
IX
X
XI
XII
XIII
XIV

Fig. 206. **Schematische Darstellung des Zeugungskreises von Trichosphaerium sieboldi** SCHN. *I* Ausgebildeter Amphiont, *I A* und *I B* ambulante Vermehrung desselben, und zwar *I A* Zweitheilung, *I B* Zerschnürungstheilung, *II* Conitomie, *III* Auswanderung der Sporen, *IV* junger Monont, *V* derselbe in lebhafter Kernvermehrung, *VI* ausgebildeter Monont, *VI A* und *VI B* ambulante Vermehrung der Mononten, und zwar *VI A* Zweitheilung, *VI B* Zerschnürungstheilung, *VII* Monont in lebhafter Kernvermehrung zur Conitomie, *VIII* Conitomie, Ausschwärmen der Zoosporen (Flagellosporen) *IX*, *X*, *XI*, *XII* Copulation (Karyogamie) von 2 Flagellosporen, *XIII* Bildung der Stäbchenhülle und erste Kerntheilung des jungen Amphionten, *XIV* junger Amphiont, etwas weiter ausgebildet. Nach FRITZ SCHAUDINN 1899.

II. Die Fortpflanzung der Amphionten

Die Amphionten pflanzen sich fort erstens durch ambulante (vegetative) Vermehrung und zweitens durch Zerfalltheilung (Conitomie) im Ruhezustand.

1) Bei der ambulanten Vermehrung (vegetative Vermehrung, SCHAUDINN) setzen sich die Lebensthätigkeiten der Trichosphärien unverändert fort. Der Organismus zeigt Bewegungserscheinungen, er frisst und verdaut ruhig weiter. Die Kerne befinden sich bei dieser Vermehrungsweise immer im Ruhezustand.

Die ambulante Vermehrung geschieht:

a) Durch Zweitheilung (Fig. 206 *I A*). Der vielkernige Körper schnürt sich an einer Stelle ein. Die fortschreitende Einschnürung führt zur Durchschnürung in zwei vielkernige Theilstücke. „Die beiden Theilstücke sind nicht immer gleich gross, und es lassen sich alle Uebergänge bis zur Abschnürung einer winzigen Knospe auffinden.“

b) Durch Drei-, Vier-, Fünf- und n-Theilung. (Vielfache Durchschnürungstheilung [Fig. 206 *I B*].) Bei der Zerschnürung in n-Theilstücke wird die Gestalt der Thiere ganz unregelmässig, lappig und buckelig. Die einzelnen Fortsätze strecken sich in die Länge und werden durch ringförmige Einschnürungen in eine Reihe sich allmählich loslösender Bruchstücke zerlegt.

Während der ambulanten Vermehrung folgt die Gallerthülle bei den in Folge von Einschnürungen sich vollziehenden Theilungen allen Gestaltsveränderungen des Weichkörpers. Sie wird bei der Theilung einfach mit durchgeschnürt.

Die ambulante Vermehrung verläuft sehr langsam, sie kann bis zu ihrem Abschluss viele Tage, ja mehr als zwei Wochen dauern.

In der Gefangenschaft, in den Aquarien, ist die ambulante Vermehrung fast die ausschliessliche; an den frei im Meere lebenden Thieren hingegen beobachtet man sie selten.

2) Vermehrung durch Zerfalltheilung (Conitomie) im Ruhezustand (Schizogonie SCHAUDINN). (Fig. 206 *I, II, III, IV*.)

Die Zerfalltheilung der Amphionten erfolgt nur während der Nacht. Zunächst werden die Lobopodien eingezogen, es reinigt sich ferner der Organismus gründlich, indem er alle fremden Einschlüsse ausstösst; dann zerfällt der Weichkörper, nicht ganz simultan, in ebenso viele nackte Theilstücke, Gymnosporen, als Kerne vorhanden sind. Jede Gymnospore ist also einkernig. Ein Rest des Weichkörpers bleit nicht übrig. Die Gymnosporen wandern nun aus, wobei die Gallerthülle des Mutterorganismus zerstört wird. Während des Auswanderns bilden die Gymnosporen die charakteristischen tastenden Lobopodien aus und scheiden nach kurzer Zeit eine Gallerthülle ab, während die Bildung von Stäbchen unterbleibt. Die derart aus Gymnosporen direct, ohne Karyogamie, differenzirten jungen Mononten sind zunächst einkernig.

Sofort aber beginnt die fortgesetzte mitotische Zweitheilung des Kernes (die Theilungen erfolgen auch hier an allen Kernen immer gleichzeitig), wodurch der Monont rasch vielkernig wird.

III. Der erwachsene Monont (Sporont, SCHAUDINN [Fig. 206 *VI*]). Der erwachsene Monont stimmt nicht nur in der Art der Ernährung, der Bewegung und in den Kernverhältnissen, sondern auch in den übrigen Structurverhältnissen vollständig mit dem Amphionten überein, bis auf den einen Hauptpunkt, das vollständige Fehlen der Stäbchen.

IV. Die Fortpflanzung der Mononten (Fig. 206 *VI A*, *VI B*, *VII*, *VIII*).

Die Mononten (Sporonten, SCHAUDINN) pflanzen sich wie die Amphionten fort: erstens durch ambulante (vegetative) Vermehrung, zweitens durch Zerfalltheilung (Conitomie) im ruhenden Zustand. Die Formen der ambulanten Vermehrung der Mononten sind genau dieselben wie bei den Amphionten.

Dagegen verläuft die Fortpflanzung durch Zerfalltheilung (Conitomie) im ruhenden Zustande verschieden.

Die Vermehrung durch Zerfalltheilung der Mononten kann sich zu jeder beliebigen Nacht- oder Tageszeit vollziehen. Dabei werden, wie bei den Amphionten, die Lobopodien eingezogen und die fremden Plasmaeinschlüsse ausgestossen. Das so gereinigte Protoplasma wird vacuolisirt, und es treten in ihm sehr zahlreiche stark lichtbrechende Proteinkörnchen, die später in den Sporen wieder resorbirt werden, auf. Die Kerne vermehren sich (immer mitotisch und simultan) überaus lebhaft, werden dabei immer kleiner und erfüllen schliesslich in ungemein grosser Zahl den Weichkörper. Dabei gruppiren sie sich in einschichtiger Lage um die einzelnen Vacuolen. Es erfolgt dann der Zerfall des ganzen Weichkörpers in zahlreiche grosse Kugeln (etwa von der Grösse der Gymnosporen der Amphionten). Diese Kugeln lösen sich erst wieder in zahlreiche einzelne Sporen auf, welche als Flagellosporen, mit je zwei Geisseln ausgerüstet, lebhafte drehende und kugelnde, ziemlich ungeschickte Bewegungen ausführen und schliesslich nach Durchbruch der Gallerthülle ausschwärmen.

Jene Kugeln, welche in die Flagellosporen zerfallen, erweisen sich als blastulaähnliche, je eine Vacuole umschliessende, Hohlkugeln; die Geisseln der sie zusammensetzenden Sporen werden in den gemeinsamen Hohlraum hinein gebildet. Die fertigen Flagellosporen sind kugelig oder oval, einkernig, mit Proteinkörnchen und je einer grösseren, nicht pulsirenden Vacuole. Bei der Bewegung folgen die Geisseln nach. Die Flagellosporen sind alle von gleicher Grösse.

V. Die Copulation (Karyogamie) der Flagellosporen (Fig. 206 *IX—XII*).

Die durch Conitomie gebildeten Flagellosporen, welche nicht zur Copulation gelangen, gehen bald zu Grunde, was meistens der Fall ist, weil niemals die aus demselben Individuum stammenden Sporen copuliren und man zwei gleichzeitig sporulirende Mononten selten dicht nebeneinander findet.

Nach erfolgter Karyogamie (die beiden Kerne verschmelzen vollständig miteinander) werden die 4 Geisseln der Zygocyte (Zygote) abgeworfen. Der ganze Process dauert ungefähr 6 Stunden. Nach weiteren 12 Stunden hat sich die Zygocyte unter den nämlichen Erscheinungen der Kernvermehrung wie bei den jungen Mononten und unter beginnender Aus-

bildung der Gallerthülle zum jungen Amphionten differenzirt, der sich bald auch dadurch als solcher charakterisirt, dass in seiner Gallerthülle zahlreiche glänzende Körnchen auftreten, die sich in radiären Reihen anordnen und beim Wachsthum der Amphionten und Dickerwerden der Gallerthülle zu dessen typischen Hüllstäbchen werden (Fig. 206 *XIII* u. *XIV*).

Damit ist der Entwickelungscyclus von Trichosphaerium geschlossen.

Ueber die Plastogamie der Mononten wird in einem späteren Abschnitt berichtet.

b) Rhizopoda.

1) Zu den nackten Rhizopoden (Nuda) wird eine von Haeckel (1868) beschriebene Form, Protomyxa aurantiaca, gerechnet, die, da kein Kern zu beobachten war, zu den Moneren gestellt wurde. Ihr orangerothes Plasma entsendet typische reticuläre Pseudopodien. Haeckel beobachtete nun, wie bei gewissen Individuen, nach erfolgter Encystirung, der Plasmainhalt der Cysten in eine grosse Anzahl von kleinen Kugeln zerfiel, die, als birnförmige Flagellosporen (Fig. 207) mit einer sehr starken Geissel ausgerüstet, aus der platzenden Cyste ausschwärmten, um aber bald (wohl etwa nach einem Tage) zur Ruhe zu kommen und unter Entsendung von Plasmafortsätzen, ähnlich denen der Amoeba radiosa, nach Amöbenart herumzukriechen und Nahrung aufzunehmen.

2) Foraminifera. Unsere Kenntnisse von der Fortpflanzung der beschalten Rhizopoden erstrecken sich zur Zeit noch auf sehr wenige Formen. Doch scheint, abgesehen von den niederen monothalamen Formen, wo auch noch Zweitheilung vorkommt, Sporenbildung durch Zerfalltheilung die vorherrschende Fortpflanzungsweise zu sein.

Bildung von Flagellosporen. Hyalopus (Gromia) dujardini Schultze pflanzt sich fort a) durch Zweitheilung, b) durch Geisselsporenbildung (Schaudinn 1894). Im letzteren Falle ziehen die Thiere ihre Pseudopodien ein und verschliessen die Mündung ihrer Schale. Dann zerfällt der ganze vielkernige Weichkörper in kugelige kernhaltige Stücke, in denen der Kern und das Plasma an Masse ungefähr gleich sind. Anfangs sind diese Stücke amöboid, dann entwickeln sie eine sehr



Fig. 207. **Protomyxa aurantiaca** Haeckel. Austreten der Flagellosporen aus der platzenden Cystenhülle; weiter oben 7 Sporen, die zur Ruhe gekommen sind, die Geissel eingezogen haben und statt dessen eine Anzahl von spitzen, formwechselnden Fortsätzen hervorstrecken, mittelst deren sie herumkriechen. Nach Haeckel 1868.

lange Geissel. Die im Mutterthier enthaltenen Nahrungsreste und braunen lichtbrechenden Kügelchen sinken auf den Boden der Schale, die sie etwa bis zur Hälfte ausfüllen. In der anderen Hälfte bewegen sich die Schwärmer lebhaft umher. Je zwei derselben copuliren. Nach einigen Stunden schwärmen sie aus. Ihr weiteres Schicksal ist noch unbekannt.

Die Fortpflanzung durch Flagellosporenbildung ist wahrscheinlich unter den Foraminiferen ziemlich verbreitet, wie wir weiter unten bei der Besprechung des interessanten Generationswechsels von Polystomella sehen werden.

Bildung von Pseudopodiosporen. Die folgende Darstellung ist SCHAUDINN (1894) entlehnt. Die Pseudopodiosporen in die der Weichkörper vieler Foraminiferen bei der Fortpflanzung zerfällt und die durch die frühzeitige Bildung von Pseudopodien ausgezeichnet sind, werden meist wieder direct zu jungen Foraminiferen, indem sie Schale absondern und in der für die betreffende Species charakteristischen Weise weiterwachsen.

Dabei sind folgende Modificationen zu beobachten:

I. „Die Theilung des Weichkörpers, die Formgestaltung der Theilstücke und die Absonderung der Schale vollzieht sich innerhalb der Mutterschale." Die so gebildeten „Embryonen" verlassen die letztere durch die Mündung (Ammodiscus) oder, wenn die Mündung zu eng ist, durch Aufbrechen der Schale (Discorbina).

Beispiele. A. Ammodiscus gordialis Pr. J. „Diese Form, welche ihre Schale aus Fremdkörpern (Sand) aufbaut, nimmt vor der Fortpflanzung Fremdkörper, besonders Kieselstückchen und Diatomeenschalen, in das Plasma auf. Dann zerfällt der ganze Weichkörper innerhalb der Schale in zahlreiche (50—80) kugelige Theile, die je einen, seltener zwei oder mehr Kerne, enthalten. Schon innerhalb der Mutterschale sondern die kugeligen Embryonen ein chitinöses Schalenhäutchen ab, auf welchem die von der Mutter aufgespeicherten Fremdkörper haften bleiben. In diesem Zustand, oder nachdem noch eine halbe Windung hinzugebaut wurde, verlassen sämmtliche Embryonen das Gehäuse der Mutter durch die sehr weite Mündung desselben."

B. Discorbina globularis D'ORBIGNY. Bildung der Embryonen ähnlich wie bei Ammodiscus innerhalb der Schalenkammern. Die Embryonen sondern innerhalb der Mutterschale Kalkschale ab und brechen in ein-, zwei- oder dreikammerigem Zustande durch die Schalenwand der Mutter aus, um davonzukriechen. Embryonen meist einkernig. Nur sehr selten, bei sehr dickschaligen Individuen, fliesst das Plasma durch die Schalenmündung aus und theilt sich erst ausserhalb derselben. (Aehnlich wie Discorbina verhalten sich Arten der Gattungen Planorbulina, Truncatulina, Peneroplis.)

II. „Die Theilung des Weichkörpers erfolgt innerhalb der Schale, die Formgestaltung und Schalenabsonderung der Theilstücke aber ausserhalb derselben, d. h. nachdem die letzteren als nackte Pseudopodiosporen (Plasmodien, SCHAUDINN) die Mutterschale verlassen haben (Calcituba)."

SCHAUDINN fasst die Lebensgeschichte von Calcituba (Fig. 208) folgendermaassen zusammen. „Aus nackten Plasmodien (Protoplasmaklümpchen mit Kernen und Pseudopodien) entstehen grosse, vielkammerige, sternförmige Individuen (Fig. 9, p. 10) auf folgende Weise: Das Plasmodium (Pseudopodiospore) setzt sich auf flächenhaft wachsenden Algen fest und umgiebt sich mit Schale; von der so entstandenen ersten Kammer wachsen in radiärer Richtung dichotomisch sich verästelnde, gekammerte Kalk-

röhren aus. Während die peripheren Röhrenenden weiterwachsen, zerfällt die centrale Partie, wenn die Algenunterlage verzehrt ist, in Bruchstücke von verschiedener Kammerzahl, die auf den Boden sinken. Es

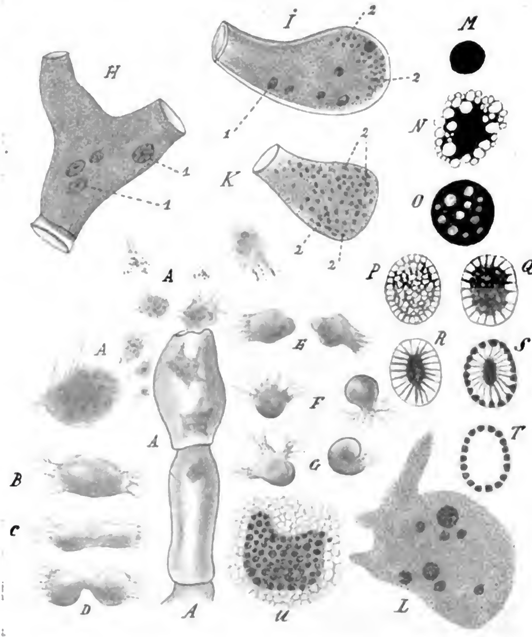


Fig. 208. **Calcituba polymorpha** ROBOZ. *A* Ein Abschnitt der Schale, aus welchem Plasmodien (Pseudopodiosporen) von verschiedener Grösse auswandern, $^{500}/_{1}$. *B* bis *G* Die Theilung eines Plasmodiums und die Gestaltveränderungen der Theilstücke während eines Tages, $^{50}/_{1}$, *H*, *I*, *K* Verschiedene Kammern (Präparate), *1* Mutterkerne, *2* durch multiple Vermehrung entstandene Tochterkerne, $^{530}/_{1}$, *L* Plasmodium (Präparat) mit mehreren Kernen, $^{530}/_{1}$, *M* bis *U* Aufeinander folgende Stadien des Kernes bei seiner multiplen Vermehrung, $^{1500}/_{1}$. Nach SCHAUDINN 1894 und 1895.

ist auf diese Weise aus dem grossen sternförmigen Individuum ein Ring radiär angeordneter kleinerer Individuen entstanden; die letzteren bauen an ihren peripheren Enden immer neue Kammern, während die centralen älteren Theile abbrechen und zu Boden fallen ..... Das Schicksal der

auf den Boden gefallenen Bruchstücke ist verschieden. Wenn sie Nahrung erlangen, z. B. auf Algen fielen, bauen sie neue Kammern und wachsen in der gewöhnlichen Weise weiter.“ Wenn sie keine Nahrung haben, so verschliessen sie entweder ihre Mündungen mit chitinösen Häutchen und warten in diesem encystirten Zustande auf günstigere Lebensbedingungen, oder es theilt sich der (vielkernige) Weichkörper innerhalb der Schale in zwei oder mehr (bis 10) Theile, die ein- bis vielkernig sein können. Diese Theilstücke wandern als nackte Plasmodien unter lebhafter Pseudopodienbildung aus der Schale heraus und setzen sich an geeigneter, d. h. nahrungsreicher Stelle fest. Dann beginnt wieder die Abscheidung der Schale und das für Calcituba charakteristische Wachsthum. Vor der Schalenbildung kann das Plasmodium sich auch noch einmal oder mehrere Male theilen oder selbst längere Zeit (über $^1/_4$ Jahr) als selbständiger, amöbenähnlicher Organismus leben.

III. „Die Theilung, Formgestaltung der Theilstücke und Schalenbildung erfolgen ausserhalb der Mutterschale, d. h. nachdem der Weichkörper der Mutter als zusammenhängende Masse die Schale verlassen hat.“

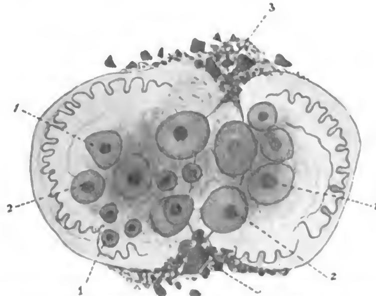


Fig. 209. **Patellina corrugata** Will. Zwei plasmogamisch verbundene Individuen in der Bildung von Thekosporen (Embryonen) begriffen, von unten (von der Basis) gesehen. *1* Sporen, *2* ihr Kern, *3* Detritushaufen. Nach Schaudinn 1895.

Beispiel: Miliolina seminulum L. „Der gesammte vielkernige Weichkörper fliesst unter reicher Pseudopodienentwickelung durch die Schalenmündung heraus und lagert sich vor derselben in Gestalt eines unregelmässigen Klumpens; dieser theilt sich dann in zahlreiche (20—50) Theilstücke (Sporen) von verschiedener Grösse, welche Kugelgestalt annehmen, Schale absondern und in der für Miliolina charakteristischen Weise weiterwachsen. Einzelne dieser Theilstücke wandern aber noch längere Zeit nackt umher und können sich noch mehrmals teilen“; die Embryonen meistens einkernig. Aehnlich Patellina corrugata Williamson (Fig. 209).

Generationswechsel zwischen zwei dimorphen Generationen, von denen die eine sich durch Pseudopodio-

sporen (Embryonen), die andere durch Flagellosporen fortpflanzt.

Der Dimorphismus bei den Foraminiferen ist schon lange bekannt und in neuerer Zeit (Munier-Chalmas, Schlumberger) bei zahlreichen Gattungen nachgewiesen. Seine genetische Erklärung ist aber erst von Lister (1894, 1895) und Schaudinn (1895) gegeben worden, welche die Lebensgeschichte einer dimorphen Form, Polystomella crispa L., vollständig eruirten und deren Angaben in den wichtigsten Punkten miteinander übereinstimmen (Fig. 210).

Wie bei den übrigen dimorphen Foraminiferen besteht auch bei P. crispa ein Unterschied zwischen den beiden Formen in der Grösse der Centralkammer der vielkammerigen, planospiral gewundenen Schale. Bei der megalosphärischen Form ist die Centralkammer gross, bei der mikrosphärischen Form klein, gewöhnlich sehr viel kleiner als bei der ersteren Form. Doch kommen alle möglichen Zwischenformen vor. Der Hauptunterschied besteht aber darin, dass die megalosphärische Form während der längsten Zeit ihres Lebens einen grossen Chromatinklumpen, den Principalkern, und daneben noch zahlreiche kleine Kerne hat, während die mikrosphärische Form nur kleine Kerne, allerdings in grosser Anzahl durch das Plasma zerstreut, besitzt. Die megalosphärische Form ist viel häufiger als die mikrosphärische. Lister fand auf 1812 Individuen nur 52 mikrosphärische. Die mikrosphärische Form pflanzt sich durch Bildung von Pseudopodiosporen fort (Fig. 210 *F*). „Dabei fliesst das Plasma aus der Schale heraus und theilt sich unter lebhafter Pseudopodienbildung in zahlreiche Stücke, (Pseudopodiosporen), die sich entweder bald oder erst nach längerem Umherwandern abrunden, Schale absondern und nun sich zu den jungen Polystomellen der megalosphärischen Generation umbilden. Junge, 1—2-kammerige Embryonen dieser Generation zeigen, wie die mikrosphärischen Mutterthiere, im Plasma zahlreiche kleine Kerne in Form von unregelmässigen Chromatinbröckchen. Bei dem weiteren Wachsthum vereinigt sich ein Theil dieser kleinen Kerne zu einem grösseren Chromatinklumpen. Es ist dies der Principalkern. Dieser Principalkern erhält sich neben den isolirt gebliebenen kleinen Kernen, bis das Thier ausgewachsen ist. Dann, am Ende der vegetativen Periode, zerfällt er vollständig, und es ist nunmehr das ganze Plasma mit sehr zahlreichen kleinen Kernen erfüllt. Um jeden dieser Kerne sondert und sammelt sich ein Portiönchen Plasma und rundet sich ab. Alle diese Portiönchen theilen sich unter mitotischer Theilung ihres Kernes, und erst diese Theilstücke zweiter Ordnung sind es, die zu Sporen und zwar zu mit je 2 Geisseln ausgerüsteten ausschwärmenden Flagellosporen werden (Fig. 210 *C*, *D*). Diese Flagellosporen entwickeln sich wieder zu Individuen der mikrosphärischen Generation.

Bei erneuten Untersuchungen wird darauf zu achten sein, ob nach erfolgter Flagellosporenbildung nicht Vorgänge der Karyogamie (Copulation) eintreten.

Abgesehen von der der Flagellosporenbildung von Polystomella vorausgehenden Zweitheilung der kleinen Kerne scheint Zweitheilung des Kernes sonst bei den Foraminiferen nicht vorzukommen, vielmehr scheint die allgemein verbreitete Art der Kernvermehrung jene multiple zu sein, bei der der Kern, nachdem er gewisse Veränderungen erlitten, simultan in zahlreiche Tochterkerne zerfällt.

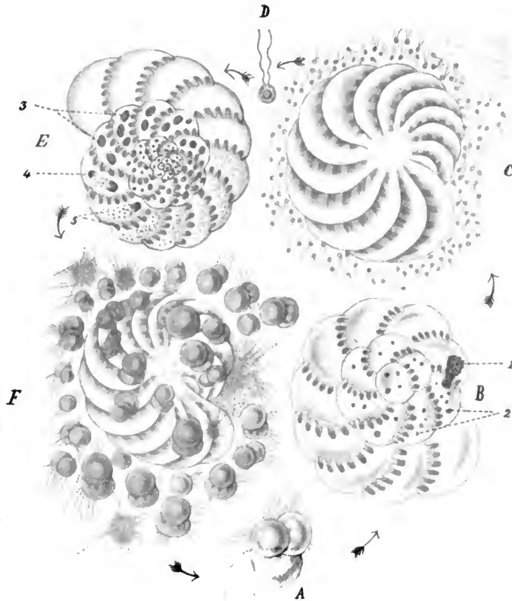


Fig. 210. **Dimorphismus und Generationswechsel von Polystomella crispa** L. Der Lebenscyclus verläuft in der Pfeilrichtung. *A* Junges megalosphärisches Individuum, *B* Erwachsenes megalosphärisches Individuum (entkalkt), *C* Megalosphärisches Individuum, in Sporenbildung begriffen; die Sporen (Flagellosporen) schwärmen aus, *D* Flagellospore, stärker vergrössert, *E* aus einer Flagellospore hervorgeganges, mikrosphärisches Individuum (vielkernig, entkalkt), *F* Mikrosphärisches Individuum in Embryonenbildung begriffen. *1* Principalkern, *2* kleine Kerne, *3* heranwachsende Kerne, *4* Kerne, in multipler Theilung begriffen, *5* die durch das Protoplasma zerstreute Kernsubstanz, aus *4* hervorgegangen. Die Figuren sind nach von Prof. SCHAUDINN in Berlin dem Lehrbuch zur Verfügung gestellten Skizzen ausgeführt.

c) Heliozoa.

Hier kommt neben der Fortpflanzung durch Theilung und Knospung auch Vermehrung durch Zerfall-Theilung vor. Es werden eiförmige Flagellosporen gebildet, die am spitzen Pole mit 2 Geisselhaaren aus-

gerüstet sind. Diese Sporenbildung, die übrigens immer noch nicht genügend erforscht ist, kann im freien oder encystirten Zustande erfolgen.

Bei Actinosphaerium eichhorni ist der Encystirungsprocess von eigenthümlichen Vorgängen sowohl der Theilung als der Sporenbildung begleitet (Fig. 211 u. 212). Der Process nimmt nach A. BRAUER (1894) folgenden Verlauf: „Das sich encystirende Thier (Muttercyste) zieht seine Pseudopodien ein und scheidet eine gallertige Hülle aus. Unter dem Schutze derselben bildet sich der vacuoläre Bau des Protoplasmas zurück, es treten in der Markschicht charakteristisch geformte, dotterartige Körnchen auf, vom Protoplasma werden in allen Theilen kieselige Skeletstücke ausgeschieden, die allmählich nach der Peripherie verlagert werden, und endlich verschmelzen eine grössere Anzahl von Kernen miteinander. Nachdem diese Vorbereitungen beendet sind, zerfällt das Thier in so viele Theilstücke, grosse Cystosporen erster

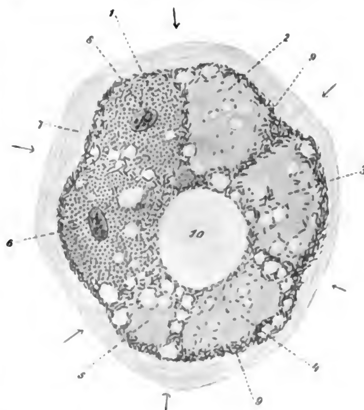


Fig. 211. **Actinosphaerium eichhorni** EHRBG., Encystirung. Muttercyste im Begriff, sich in die Cystosporen erster Ordnung (Primärcysten) zu zerklüften. *1, 2, 3, 4, 5, 6* die späteren Cystosporen erster Ordnung, *7* Hülle der Muttercyste, *8* Kern der späteren Cystospore erster Ordnung *1*, *9* Kieselhülle, aus kleinen Spicula gebildet, *10* grosse centrale Vacuole, durch Zusammenfliessen mehrerer entstanden. Die Pfeile geben die Richtung an, in der die Zerklüftung erfolgen wird. Die Dotterkörnchen sind nur bei den zukünftigen Cystosporen *1* und *6* dargestellt. Vergr. $^{392}/_{1}$. Nach A. BRAUER 1894.

Ordnung, als Kerne, welche hierbei keine Veränderungen erleiden, vorhanden sind. Eine jede Cystospore scheidet wieder eine eigene gallertige Hülle aus. Darauf erfolgen eine oder zwei Theilungen sowohl des Kernes wie der Zelle, wodurch Cystosporen zweiter Ordnung (Fig. 212) gebildet werden, die weiter, nachdem die Theilungen beendet und die Kieselhülle fertig ausgebildet ist, zu den Ruhecysten werden. Eine jede Ruhecyste hat nur einen central liegenden grossen Kern; derselbe ist umgeben von einer Zone von Körnern; an diese schliesst sich weiter nach aussen eine schmale, körnchenfreie Rindenschicht an; weiter nach aussen folgt die Kieselhülle, dann eine gallertige Hülle, welche 2 oder 4 Cystosporen umschliesst, und endlich eine zweite gallertige Hülle, von welcher alle Cysten umgeben sind. Die Ruhecysten verharren längere Zeit in völliger Ruhe. Alsdann entwickeln sich aus ihnen

entweder einkernige oder, nachdem in der Cyste bereits Kerntheilungen erfolgt sind, mehrkernige Actinosphärien, in denen die dotterartigen Körner allmählich verschwinden und welche bald anderen Actinosphärien völlig gleichen." Die Theilung der Kerne erfolgt sowohl im freien, wie im encystirten Zustande auf mitotischem Wege.

In neuester Zeit (1899) hat R. HERTWIG diese Vorgänge wiederum genau untersucht und ist dabei zu manchen abweichenden Befunden gelangt. Von grosser Bedeutung ist die von ihm beobachtete totale

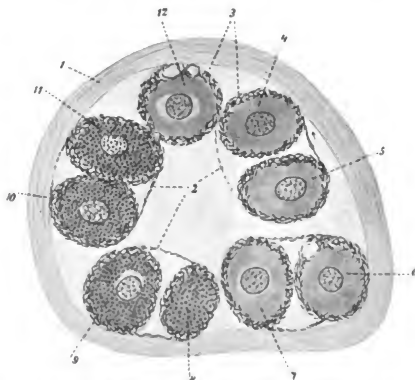


Fig. 212. **Actinosphaerium eichhorni** EHRBG., Encystirung. Die Zerklüftung der Muttercyste hat stattgefunden. Die Cystosporen erster Ordnung haben sich eine jede in zwei Cystosporen zweiter Ordnung getheilt. *1* Hülle der Muttercyste, *2* Hülle der Cystosporen erster Ordnung. *3* Kieselhülle der Cystosporen zweiter Ordnung, *4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12* Cystosporen zweiter Ordnung, paarweise aus je einer Cystospore erster Ordnung durch Theilung hervorgegangen. Die zu *12* gehörende Cystospore zweiter Ordnung ist nicht sichtbar, weil nicht in die Schnittebene des Präparates fallend. Die Dotterkörnchen sind nur bei 4 Cystosporen zweiter Ordnung dargestellt. Vergr. $^{392}/_{1}$. Nach A. BRAUER 1894.

Karyogamie der paarweise vereinigten Cystosporen zweiter Ordnung und die ihr vorhergehende Bildung von Reductionskörperchen. Diese Erscheinungen werden im letzten Abschnitt dieses Kapitels im Zusammenhang dargestellt werden.

d) Radiolaria.

Die Fortpflanzung durch Zerfalltheilung ist hier die ganz allgemein verbreitete Hauptfortpflanzungsweise. (Daneben kommt, wie schon früher mitgetheilt, gelegentlich noch Zweitheilung und Knospenbildung vor.)

An dem Vorgange der Conitomie betheiligt sich nur die Centralkapsel. Der Kern oder die Kerne, die im intracapsulären Cytoplasma enthalten sind, theilen sich amitotisch rasch oder sie zerfallen rasch in eine ausserordentlich grosse Anzahl von Sporenkernen. Um jeden Sporen-

kern sondert sich ein Klümpchen Cytoplasma, das eine ei- oder bohnenförmige Gestalt annimmt und ein oder zwei Geisselhaare entwickelt. Die so entstandenen Flagellosporen schwärmen aus. Ihre Entwickelung zu jungen Radiolarien hat noch nicht verfolgt werden können.

Kurz vor dem Ausschwärmen der Flagellosporen hören die Beziehungen zwischen dem kernhaltigen intracapsulären und dem kernlosen extracapsulären Protoplasma auf. Das letztere zieht sich zusammen und stirbt ab, so dass die zu einem Sporenbehälter (Sporangium) gewordene

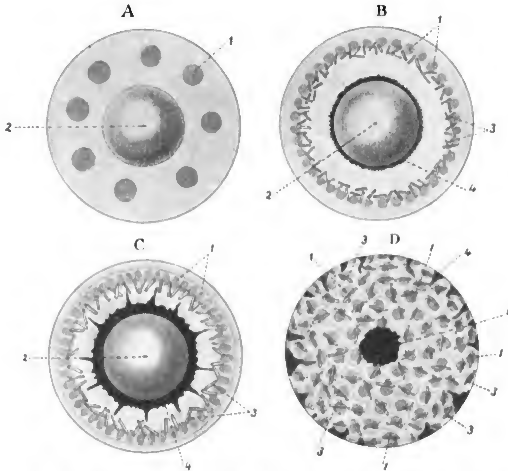


Fig. 213. **Myxosphaera coerulea** Haeckel. *A*, *B*, *C*, *D* Vier Centralkapseln in verschiedenen Stadien der **Isosporenbildung**, Schema. *1* Kerne, *2* Oelkugel, *3* Krystalle, *4* Pigment. Nach Brandt 1885.

Centralkapsel des seines hydrostatischen Apparates beraubten Radiolars im Wasser zu sinken beginnt, bis, je nach den Arten in verschiedener Tiefe, das Ausschwärmen der Flagellosporen erfolgt.

Die gewöhnlichen Flagellosporen, die bei den Radiolarien vorkommen, werden als Isosporen oder auch als Krystallschwärmer bezeichnet. Zur Zeit der der Schwärmerbildung vorausgehenden raschen Kernvermehrung (Fig. 213) treten im Protoplasma der Centralkapsel zahlreiche winzig kleine Krystalloide auf, von denen dann je eines jedem Krystallschwärmer zugetheilt wird. Die Krystalloide bestehen aus einer organischen Substanz und sind jedenfalls als Reservekörperchen zu betrachten, die den Isosporen auf ihren Entwickelungsweg mitgegeben werden. Der Kern der Isosporen ist homogen und doppelt lichtbrechend.

Gewisse Radiolarien erzeugen aber nicht bloss solche Isosporen, sondern auch noch eine andere Form von Flagellosporen, die sogenannten Anisosporen. Bei diesen sind die Kerne nicht homogen, sondern differenzirt und einfach lichtbrechend. Besonders wichtig aber ist, dass die Anisosporen unter sich nicht gleich sind, sondern dass zweierlei Anisosporen (Fig. 214 u. 215) gebildet werden, die sich durch verschiedene Grösse und verschiedene Beschaffenheit des Kernes unterscheiden: Makro- und Mikrosporen. Es ist wahrscheinlich, dass eine Makrospore (als Makrogamet) mit einer von einem anderen Individuum herrührenden Mikrospore (Mikrogamet) copuliren muss, bevor sie sich zu einem

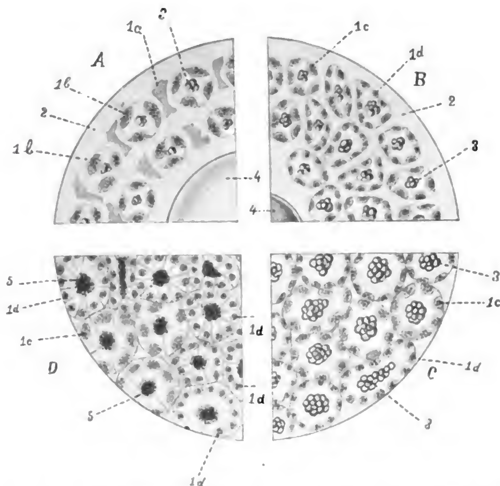


Fig. 214. **Collozoum inerme** MÜLL. *A*, *B*, *C*, *D* Vier Quadranten von Centralkapseln in verschiedenen Stadien der **Anisosporenbildung**, Schema. *1a* Homogene Kerne der protoplasmatischen Zwischensubstanz, *1b* Kerne der Protoplasmaklumpen oder -Nester, *1c* grössere Kerne (der späteren Makrosporen), *1d* kleinere Kerne (der späteren Mikrosporen), *2* Zwischensubstanz, *3* Fetttränbchen, *4* Oelkugel, *5* körnig zerfallene Fetttränbchen. Nach BRANDT 1885.

jungen Radiolar entwickeln kann. Es ist ferner wahrscheinlich, dass bei denjenigen Radiolarien, bei denen sowohl Isosporenbildung als Anisosporenerzeugung vorkommt, ein Generationswechsel in dem Sinne existirt, dass durch Isosporen sich fortpflanzende Generationen mit durch Anisosporen sich vermehrenden abwechseln (Monogonie und Amphigonie).

Die Bildung von Isosporen und Anisosporen war früher nur von coloniebildenden Radiolarien bekannt. 1890 wurde sie auch (BRANDT) bei Thalassicolla, einem (nicht coloniebildenden) Vertreter der Spu-

mellarien, beobachtet. Vielleicht ist der Generationswechsel unter den Radiolarien verbreiteter, als man früher annehmen durfte.

Bei den Collozoiden, Sphärozoiden und bei Thalassicolla werden bei der Anisosporenbildung Mikro- und Makrosporen in einem und demselben Individuum gebildet, bei den Collosphäriden dagegen in verschiedenen.

Die Bildungsweise der Isosporen und diejenige der Anisosporen ist in mancher Beziehung eine verschiedene. Bei der die Anisosporenbildung einleitenden Kernvermehrung ordnen sich die Kerne zu Gruppen, von denen eine jede eine traubenförmige Fettmasse enthalten kann. Bei der Isosporenbildung kommt es weder zur Gruppenbildung der Kerne, noch zur Bildung von Fetttrauben.

Aber auch der Modus der Kernvermehrung ist ein verschiedener. Bei Thalassicolla (Fig. 216) z. B. (Hertwig 1879, Brandt 1890), „wo die Umwandlung des grossen, hochdifferenzirten Kernes in die ungemein zahlreichen und sehr einfachen Schwärmerkerne nicht durch wiederholte Zweitheilung“ geschieht, findet „bei Bildung der Isosporen ein simultaner Zerfall in sehr zahlreiche kleine Kerne durch Zerfliessen des Mutterkernes statt. Der Mutterkern wird dabei verbraucht. Bei der Anisosporenbildung dagegen findet eine Art von Knospung vom Kern aus statt, wobei der Mutterkern bis zur Ausbildung der Schwärmer erhalten bleibt“.

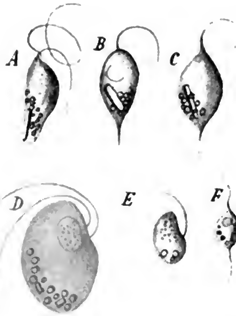


Fig. 215. **Flagellosporen von Radiolarien.** *A* Isospore von **Collozoum fulvum** Brandt. *B* Isospore (?) von **Myxosphaera coerulea** Haeckel. *C* Isospore (?) von **Siphonosphaera tenera** Brandt, hinten ein fadenförmiger, unbeweglicher Fortsatz. *D* und *E* **Collozoum inerme** Müll., *D* reife Makrospore, *E* reife Mikrospore. *F* Flagellospore von **Xiphacantha alata** (Acanthometride), mit 3 Geisseln. Vergrösserung bei allen Figuren $^{2000}/_{1}$. Nach Brandt 1885.

Was die Mikro- und Makrosporenkerne anbetrifft, so unterscheiden sie sich dadurch, dass die letzteren in blass färbbarer Grundsubstanz nur feine Chromatinelemente besitzen, während die ersteren grobe Körner und Fäden aus chromatischer Substanz enthalten.

c) Sporozoa.

Dass Sporenbildung durch Zerfalltheilung (Conitomie) sozusagen die ausschliessliche Fortpflanzungsweise der Sporozoen ist, wurde schon oben gesagt. Wir wollen den Vorgang zunächst für die Gregarinen zusammenfassend schildern.

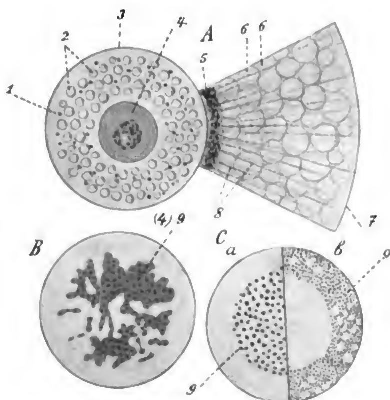


Fig. 216. **Thalassicolla nucleata** HUXLEY. *A* Bau eines gewöhnlichen, vegetativen Individuums (Ausschnitt). *B* Centralkapsel eines sich zur Isosporenbildung anschickenden Individuums. Der Kern (*4*) *9* hat in Folge amöboider Bewegungen eine unregelmässige Gestalt angenommen und lange Fortsätze in das umgebende Plasma hineingetrieben, die zu zerfliessen beginnen. *C* Zerklüftung der Kernmassen in zahlreiche Stücke (*a*), die in immer kleinere Partikelchen zerfallen und gegen die Peripherie rücken (*b*). Die so gebildeten, nach Hunderttausenden zählenden kleinen Kerne (*9*) werden ein jeder zum Kern einer Isospore. *1* Concretionen, *2* Oelkugeln, *3* Membran der Centralkapsel, *4* Kern (Binnenbläschen), Durchmesser desselben bei dieser riesigen Form bis 0,5 mm, *5* extracapsuläre Pigmentschicht, *6* Vacuolen (Alveolen) des Calymma, *7* Oberfläche des Calymma (Gallerthülle). Nach BRANDT 1890.

I. Gregarinida.

Fast immer (eine einzige bekannte Ausnahme) geht der Fortpflanzung Encystirung voraus. Wenn die Gregarine einen Epimerit besitzt, wird dieser vor der Encystirung abgeworfen.

Bei der Encystirung können folgende drei Fälle eintreten:

1) Ein einziges Individuum rundet sich ab und umgiebt sich mit einer Cystenhülle.

2) Zwei oder drei Individuen legen sich dicht aneinander und bilden zusammen einen kugeligen Klumpen, der sich mit einer gemeinsamen Cystenhülle umgiebt. Die Individuen treten aber in keine inneren Beziehungen zu einander, es erfolgt keine Conjugation oder Copulation, und jedes Individuum pflanzt sich sodann für sich fort (Pseudoconjugation).

3) Zwei Individuen umgeben sich mit einer gemeinsamen Cystenhülle, innerhalb welcher sie conjugiren. Nach erfolgter Conjugation pflanzt sich jedes Individuum für sich fort. Dieser Vorgang erscheint nach neuesten Untersuchungen wieder sehr in Frage gestellt.

Die Cystenhülle ist eine ziemlich dünne, aber sehr resistenzfähige Membran. Häufig gesellt sich zu ihr noch eine dicke äussere, durchsichtige Gallerthülle.

Die Sporenbildung durch Conitomie erfolgt in folgender Weise. Der Kern theilt sich fortgesetzt. Dabei rückt er an die Oberfläche, und auch seine durch wiederholte Theilungen entstehenden Abkömmlinge verbleiben in den oberflächlichen Lagen des Cytoplasmas. In einem Falle, bei Monocystis (Fig. 217), wurde festgestellt (WOLTERS 1891, CUÉNOT 1900), dass die Kerntheilung auf mitotischem Wege erfolgt.

Schliesslich, wenn eine grosse Anzahl von Kernen an der gesammten Oberfläche gebildet sind, theilt sich die oberflächliche Schicht des Cytoplasmas so, dass jeder Kern seine Portion bekommt. Diese kernhaltigen Portionen stehen anfänglich noch mit der centralen, nicht kernhaltigen

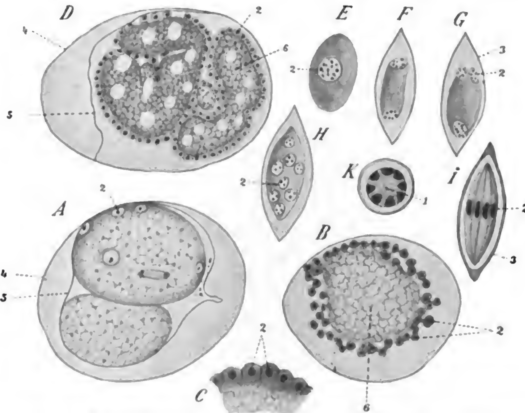


Fig. 217. **Monocystis agilis** F. STEIN und **magna** SCHMIDT (aus dem Regenwurmhoden). Verschiedene Stadien der Sporenbildung. ***A*** Schnitt durch zwei Individuen nach erfolgter Encystirung und Karyogamie. Im oberen Individuum sieht man eine Mitose und 5 mitotisch entstandene Kerne. ***B*** und ***D*** Fortgeschrittene Stadien der Sporenbildung. ***C*** Fragment der Oberfläche (schematisch). Die Sporen im Begriffe sich zu individualisiren. ***E*** Spore der ersten Generation. ***F*** Dieselbe mit ihrer Cystenhülle, erste Kerntheilung vollendet. ***G***, ***H*** Weitere Stadien der Kernvermehrung der Sporen der ersten Generation (Cystosporen). ***I*** und ***K*** Individualisirung der 8 Sporen der zweiten Generation (Gymnosporen, Sporozoiten), ***K*** Querschnitt. *1* und *6* Restkörper, *2* Kerne, *3* Sporenhülle, *4* äussere, *5* innere Cystenhülle. Nach WOLTERS 1891.

Plasmamasse in Continutät, dann aber lösen sie sich auch von dieser los. Es zerfällt also die Gregarine in eine grössere Anzahl peripherer kernhaltiger Fortpflanzungskörperchen (S p o r e n) und eine centrale kernlose, vacuolisirte Plasmamasse, den R e s t k ö r p e r.

Aus diesen Fortpflanzungskörperchen gehen nun nicht wieder direkt Gregarinen hervor, sondern sie bilden nur eine e r s t e S p o r e n g e n e r a t i o n. Aus den Individuen dieser ersten Generation entstehen durch Conitomie erst wieder Sporen einer z w e i t e n G e n e r a t i o n (zweiter Ordnung).

Die Sporen der ersten Generation sind Cystosporen, sie umgeben sich mit einer doppelten Hülle (Endospore und Epispore). Ihr Kern theilt sich successive, bis 6—8 Kerne entstanden sind. Dann grenzt sich um jeden Kern wieder ein Plasmaklümpchen ab, derart, dass wiederum ein, wenn auch sehr kleiner, Restkörper übrig bleibt. So entstehen die 6—8 Sporen der zweiten Generation. Diese sind nackte Sporen (Gymnosporen). Sie werden gewöhnlich Sporozoiten genannt. Sie verbleiben zunächst eingeschlossen in der Hülle der Cystospore (der ersten Generation).

Das Austreten der Cystosporen aus der Muttercyste geschieht erst, nachdem diese ins Freie gelangt ist und dabei Wasser oder feuchte Um-

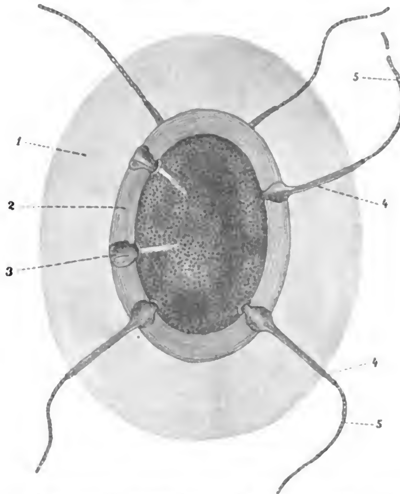


Fig. 218. **Clepsidrina blattarum** Siebold. **Muttercyste.** *1* Aeussere durchsichtige Cystenhülle, *2* innere Cystenhülle, *3* eingestülpte Sporoducte, *4* ausgekrempelte Sporoducte, aus denen die perlschnurförmig aneinander gereihten Cystosporen hervortreten, *5* Sporenreihe. Nach Aimé Schneider 1875.

gebung angetroffen hat. Die Entleerung erfolgt dann in zweifach verschiedener Weise. In dem einen Falle wird die Hülle der Muttercyste einfach zersprengt, wobei der Restkörper durch Quellungserscheinungen betheiligt sein kann. In dem anderen Falle (Clepsidrina und Verwandte) entstehen zur Zeit der Cystenreife an der inneren Cystenwand der Muttercyste nach innen gerichtete Röhren, die sich dann plötzlich, indem sie die äussere Gallerthülle durchbohren, nach aussen umkrempeln und als oft weit vorragende Sporoducte die Cystosporen nach aussen hervortreten lassen (Fig. 218).

Die auf diese oder jene Weise frei gewordenen Sporen der ersten Generation (Cystosporen) müssen nun mit der Nahrung in den Darm eines neuen Wohnthieres gelangen, damit die in ihnen enthaltenen Sporen der zweiten Generation durch Platzen ihrer gemeinsamen Doppelhülle oder durch besondere in dieser vorhandene Oeffnungen austreten können. Dies geschieht unter der Einwirkung der Verdaungssäfte des Wirthes.

Die Sporen der zweiten Generation, die Gymnosporen oder Sporozoiten, ihrer Gestalt wegen häufig auch Sichelkeime genannt, differenziren sich direct wieder zu Gregarinen.

Diese Differenzirung geschieht, wenn wir irgend einen Vertreter der Polycystiden als Beispiel wählen — es sind dies Darmparasiten — in folgender Weise (Fig. 219). Sofort nachdem die Gymnosporen frei geworden sind, dringen sie eine jede in eine Darmepithelzelle des Wirthes ein. Hier rundet sich die Gymnospore ab und wächst auf Kosten der Darmzelle,

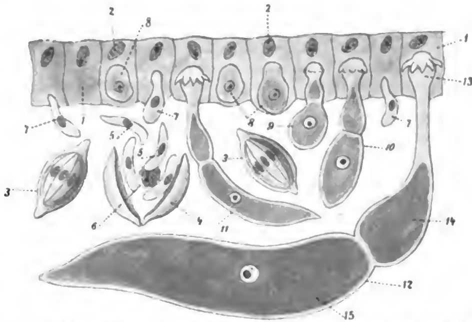


Fig. 219. **Schematische Darstellung der Differenzirung einer polycystiden Gregarine aus der Spore der zweiten Generation (Gymnospore, Sporozoit).** *1* Darmepithelzellen des Wirthes, *2* ihre Kerne, *3* Cystospore, *4* sich öffnende Cystospore, die ihre Gymnosporen *5* unter Zurücklassung des Restkörpers *6* entleert, *7* Gymnosporen, die im Begriffe sind, in Darmepithelzellen einzudringen, *8* intracellulär gewordene Gymnosporen, *9*, *10*, *11*, *12* verschiedene Stadien der aus den Darmzellen des Wirthes in den Darmraum vorwachsenden jungen Gregarinen, *13* Epimerit, *14* Protomerit, *15* Deutomerit.

so dass diese sie bald nicht mehr zu fassen vermag. Der Parasit tritt dann aus der Zelle theilweise in den Darmraum vor. Es differenzirt sich an ihm das Endo- von dem Ektoplasma. Der Kern rückt in den frei in den Darm vorragenden Theil des jungen Gregarinenleibes, und dieser kernhaltige Theil, der immer stärker wächst, sondert sich als Deutomerit durch eine quere ektoplasmatische Scheidewand vom Protomeriten. Am Protomeriten selbst wieder differenzirt sich der in der Darmzelle steckende Theil zum Epimeriten.

Die Entwickelungsgeschichte derjenigen Gregariniden, die in abgeschlossenen Körperhöhlen ihrer Wirthe leben (Leibeshöhle etc.), wäre noch ganz dunkel, wenn nicht M. Caullery und F. Mesnil 1898 einen wichtigen Beitrag zu ihrer Kenntniss geliefert hätten. Die Gregarine,

die sie untersuchten, Gonospora longissima, ein Vertreter der Monocystiden, lebt in der Leibeshöhle (Cölom) von Dodecaceria concharum OERST. (einem marinen Ringelwurm aus der Familie der Cirratuliden). Ihr fadenförmiger Körper erreicht hier im ausgebildeten Zustande eine Länge von 1,5 bis 2 cm. Die Entwickelung der Gregarine hält gleichen Schritt mit der des Wirthes. Wenn letzterer geschlechtsreif ist und die Geschlechtsproducte durch die Nephridien nach aussen entleert, so haben sich auch schon die Gregarinen encystirt und fortgepflanzt. Die Cystosporen werden noch innerhalb der Leibeshöhle des Wirthes frei und gelangen mit dessen Geschlechtsproducten durch die Nephridien nach aussen. Ihr weiteres Schicksal ist nicht durch Beobachtung ermittelt. Wahrscheinlich gelangen sie direct in den Darm junger Dodecacerien, wo ihre Cystenhüllen sich öffnen und die enthaltenen Gymnosporen (Sporozoiten) frei werden. Diese dringen nun wahrscheinlich in die Zellen des Darmepithels ein und werden hier zu Individuen einer von den Cölomgregarinen durchaus verschiedenen Generation. Wenigstens fanden CAULLERY und MESNIL Darmzellenparasiten in folgenden Zuständen, die wahrscheinlich ebensoviele Entwickelungsphasen darstellen: 1) kleine Körperchen von 3 bis 10 μ Durchmesser, bestehend aus einem anfänglich halbmondförmigen, später kugligen, stark färbbbaren Kern und einer diesen umschliessenden Protoplasmahülle; 2) ähnliche, aber grössere Klümpchen mit 2 oder 4 Kernen in der Nähe des einen Poles; 3) Tönnchen, bestehend aus einem Bündel von 6—8 sichelförmigen Sporen, die 8—9 μ lang sind und an einem Ende den kugligen, 2—3 μ grossen Kern enthalten; 4) einzelne solche Sichelsporen isolirt an verschiedenen Stellen im Innern von Darmepithelzellen.

Wir haben es offenbar hier mit einer besonderen Generation von in Darmzellen schmarotzenden Formen von Gonospora longissima zu thun, die durch Zerfalltheilung sichelförmige Gymnosporen (den Sporozoiten ähnlich) liefert, die wahrscheinlich 1) zur weiteren directen Infection neuer Darmzellen des Wirthes dienen und 2) zu einer gewissen Zeit (nachdem die Darmzellenparasiten sich eine Anzahl von Generationen hindurch in der oben angegebenen Weise vermehrt haben?) die Darmwand des Wirthes durchsetzen, in dessen Leibeshöhle gelangen und hier allmählich zu den lang fadenförmigen Gonospora auswachsen, welche sich schliesslich selbst wieder encystiren, durch Conitomie Cystosporen liefern, die ins Freie gelangen und neue Dodecaceria inficiren, so dass der Entwickelungscyclus geschlossen wäre.

Er liesse sich folgendermaassen resümiren:

Bei Gonospora longissima lebt die Gregarinenform in der Leibeshöhle geschlechtsreifer Dodecacerien und pflanzt sich hier in der gewöhnlichen Weise durch Bildung von Cystosporen fort, die selbst wieder durch Conitomie Gymnosporen liefern. Die Cystosporen gelangen nach aussen und dienen zur Infection neuer Wirthe. Im Darmkanal dieser letzteren werden die enthaltenen Gymnosporen frei, dringen in die Darmepithelzellen ein und werden zu einer Generation von Darmzellenparasiten, die noch innerhalb der Darmzellen des Wirthes sich vermehren und Sichelsporen liefern, die zur Ausbreitung der Infection im nämlichen Wirthe dienen, bis nach wiederholten Generationen (?) die Zeit kommt, wo Sichelsporen durch die Darmwand in die Leibeshöhle eindringen und wieder zu Cölomgregarinen werden.

Die Darmzellenparasiten von Dodecaceria, als besondere Generation der Cölomgregarine Gonospora longissima, bieten nun besonders

deshalb auch noch ein grosses Interesse, weil sie, auch in ihrer Vermehrungsweise und in der Aufgabe der Ausbreitung der Infection im eigenen Wirthe eine grosse Uebereinstimmung mit den Monontender Coccidien zeigen, so dass Gregarinen und Coccidien dadurch einander bedeutend näher gerückt werden.

II. Coccidiida.

Ueber die Fortpflanzung der Coccidien liegen mehrere ganz moderne gründliche Untersuchungen vor. Wir wählen für unsere Darstellung die neueste Untersuchung von SCHAUDINN über den Generationswechsel der Lithobius-Coccidien (1900), die technisch und methodisch mustergültig ist. Die Abhandlung enthält auch eine historische Uebersicht der Coccidienforschung, in welcher die Namen R. PFEIFFER, L. PFEIFFER, AIMÉ SCHNEIDER, LABBÉ, MINGAZZINI, SCHUBERG, PODWISSOZKY, SIEDLECKI, LÉGER, SIMOND, v. WASIELEWSKI und SCHAUDINN besonders hervortreten.

Der Generationswechsel von Coccidium schubergi SCHAUD. nach SCHAUDINN (1900). (Fig. 220.)

Coccidium schubergi lebt, häufig in Gesellschaft von zwei anderen Coccidien, C. lacazei LABBÉ und Adelea ovata A. SCHNEIDER in den Darmepithelzellen der zu den Tausendfüsslern gehörenden räuberischen Bandassel Lithobius forficatus L.

1) Die Sichelsporen der Amphionten (XX u. I).

Die jüngsten Stadien von C. schubergi leben frei im Darme von Lithobius. Es sind nackte Sichelsporen d. h. Gymnosporen (Sichelkeime, Sporozoiten) die von Amphionten gebildet wurden. Diese Sichelsporen sind indes nur schwach gekrümmt, sie erreichen eine Länge von 15—20 μ und eine Dicke von 4—6 μ. Das überaus fein alveoläre Körperplasma lässt weder eine Differenzirung in Ektoplasma und Endoplasma, noch ein Oberhäutchen (Pellicula) erkennen. Das Vorderende der Sichelspore läuft in eine scharfe Spitze aus; das sich allmählich verjüngende Hinterende endigt leicht abgerundet. Der kuglige Zellkern, in dessen Liningerüst Chromatinkörper eingestreut sind, findet sich in der Mitte des Zellleibes an seiner dicksten Stelle.

Die Gymnosporen zeigen Bewegungen. Diese sind von dreierlei Art. 1) Beugen und Strecken, 2) metabolische Contractionen die von vorn nach hinten verlaufen, 3) Vorwärtsgleiten. Diese letztere Bewegung, durch regelmässige Ruhepausen unterbrochen, wird in der nämlichen Weise wie bei den Gregarinen bewirkt. (Vergl. pag. 126 u. ff.)

2) Das Eindringen der Sichelsporen in das Darmepithel (II).

Dieses Eindringen, das mit der Spitze voran geschieht, konnte SCH. am lebenden Object beobachten. Es werden dabei alle drei Bewegungsarten combinirt. Wenn einmal die Spitze ins Plasma der Epithelzelle eingedrückt ist, so wird das völlige Eindringen in die Zelle vor allem durch die metabolische Contraction der Sichelspore bewirkt. Der Vorgang ist in 5—10 Minuten vollendet. Die eingedrungenen Sporen behalten noch 1—2 Stunden ihre Sichelgestalt.

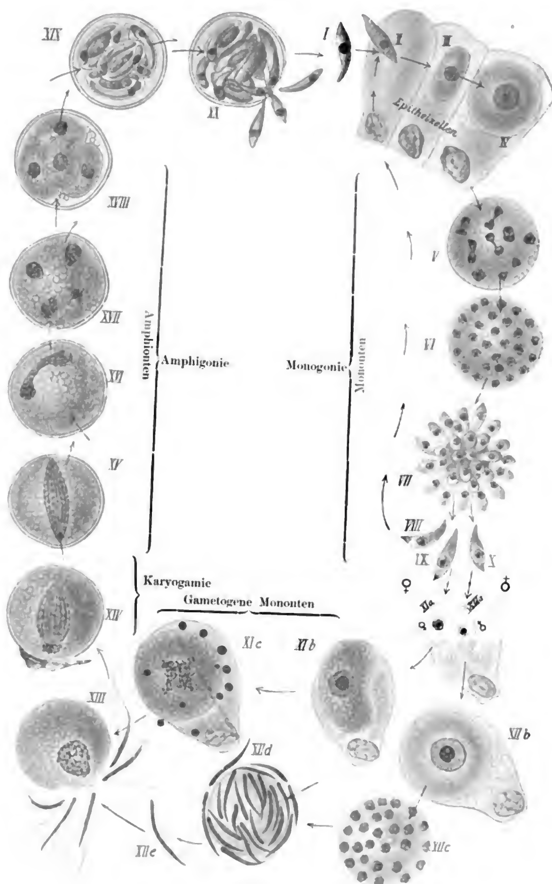

Epithelzellen
Amphionten
Amphigonie
Monogonie
Mononten
Karyogamie
Gametogene Mononten

Fig. 220. **Schema des Zeugungskreises von Coccidium schubergi** SCHAUDINN. *I* Aus der Cyste entleerte Gymnospore, *II* in eine Darmepithelzelle von Lithobius eindringende Gymnospore, *III*, *IV* Heranwachsen derselben zu einem Mononten, *V* Monont in Kernvermehrung, *VI*, *VII* Conitomie (Zerfalltheilung), *VIII*, *IX*, *X* Gymnosporen, *XIa* und *XIIa* Gymnosporen der Mononten, in Darmepithelzellen eingedrungen, *XIa* wird zu einem Oogonium, *XIIa* zu einem Antheridium, *XIb* Oogonium, *XIIb* Antheridium, *XIIc* multiple Vermehrung des Kernes dieses letzteren, *XIc* befruchtungsfähiger Makrogamet, *XIId* Bildung der Mikrogameten, *XIIe* schwärmender Mikrogamet (Flagellospore), *XIII* Makrogamet, von Mikrogameten umschwärmt, *XIV* und *XV* Cystozygoten = befruchtete Makrogameten = junge Amphionten, *XVI* Kern (Synkaryon) des Amphionten in Theilung, *XVII* Theilung der Tochterkerne, *XVIII* Conitomie des Amphionten und Bildung der Cystosporen, *XIX* Zerfall der Cystosporen in je zwei Gymnosporen, *XX* Freiwerden der Gymnosporen des Amphionten im Darm eines anderen Individuums von Lithobius. Nach SCHAUDINN 1900.

3) Das Heranwachsen der Sichelsporen zu Mononten. (Schizonten, SCHAUDINN). (III u. IV.)

1—2 Stunden nach ihrem Eindringen in Darmepithelzellen fangen die Gymnosporen an, sich abzurunden und zu Mononten auszuwachsen. Sie werden zuerst oval und dann kugelig. Dabei bleibt ihr Plasmaleib, der eine prachtvoll deutliche alveoläre Structur aufweist, vollständig nackt. Auch der Kern vergrössert sich, und es bildet sich in ihm ein grosser z. T. chromatischer Binnenkörper (Karyosom). Das Heranwachsen der Mononten geschieht auf Kosten der Wirthszellen, die hypertrophisch werden und darauf fettig entarten. Ihr letzter Rest, in welchem nur noch der Kern deutlich erkennbar ist, umgiebt als dünne Hülle den Parasiten.

4) Die Vermehrung der Mononten durch Zerfalltheilung (Conitomie; Schizogonie SCHAUDINN). (V, VI, VII.)

Der Kern der Mononten fängt bald an sich durch Zweitheilung zu vermehren. Diese Zweitheilung ist eine Art directer Theilung Die durch fortgesetzte Theilung entstehenden Kerne vertheilen sich gleichmässig an der Peripherie des Mononten. Im Innern seines Zellleibes wird das Plasma dichter, während die oberflächlichen Partien flüssiger, ihre Vacuolen grösser werden. Ueber jedem Kern wölbt sich ein heller Plasmabuckel vor, der sich immer mehr erhebt, den Zellkern mit sich zieht und schliesslich auch noch einen Theil des dichteren, centralen Plasmas zu seinem Aufbau verwendet. Die Buckel werden keulenförmig; ihre Stiele convergiren radiär gegen des Centrum. Dies ist gewöhnlich die Zeit, wo der Monont aus der Darmepithelzelle des Wirthes heraus und in das Darmlumen hineinfällt. Die keulenförmigen Buckel individualisiren sich nunmehr vollständig und werden, indem ihre Stiele allmählich sich spitz ausziehen, zu Gymnosporen. Jetzt erfolgt der Zerfall der Mononten in die einzelnen Gymnosporen, deren Stiele sich unter Knickbewegungen der Sporen voneinander loslösen. Die centrale dichtere Plasmamasse bleibt dabei als Restkörper zurück und geht allmählich zu Grunde.

Im Gegensatz zu Coccidium schubergi vermehrt sich der Kern bei der Fortpflanzung der Mononten von Coccidium lacazei und Adelea durch multiple Theilung.

5) Die sichelförmigen Gymnosporen der Mononten und ihre Ausbreitung über den Darm des Wirthes. (VIII.)

Die durch Conitomie der Mononten entstehenden Gymnosporen (Merozoiten, SIMOND und SCHAUDINN) zeigen eine grosse Aehnlichkeit mit den

Sichelsporen der Amphionten, aus denen die erste Monontengeneration hervorging. Sie zeigen die nämlichen drei Bewegungsformen und haben ein ganz ähnliches Aussehen. Doch ist ihre Gestalt etwas gedrungener, eher keulen- als sichelförmig; sie besitzen ein Karyosoma, die ursprünglichen Sichelsporen der Amphionten hingegen nicht. Auch zeigt ihr Plasma ein etwas anderes Gefüge.

Die Sichelsporen der Mononten dringen ganz in derselben Weise wie die der Amphionten in neue Darmepithelzellen ein, wo sie zu einer neuen Generation von Mononten auswachsen können. Während aber bei der ersten Generation der Mononten die Kernvermehrung und Zerfalltheilung erst eintritt, wenn sie vollständig herangewachsen sind, so kann bei den Mononten der zweiten und weiterer Generationen die Kernvermehrung und Zerfall-Theilung auf allen Wachsthumsstadien stattfinden. Doch werden nie weniger als 4 Sichelsporen gebildet.

Diese ungeschlechtliche Vermehrung (Monogonie) der Mononten durch Zerfalltheilung und Bildung sichelförmiger Gymnosporen dient zur Ausbreitung des Parasiten über den ganzen Darmkanal des Wirthes oder, wie man sich ausdrückt, zur Autoinfection.

6) Die gametogene Monontengeneration. (X, XI, XIa, XIIa, XIb, XIIb.)

Ausser der beschriebenen Vermehrung kommt nun noch eine amphigone Fortpflanzung des Coccidiums vor, die durch Karyogamie, also durch einen Geschlechtsact, eingeleitet wird. Sie führt zur Bildung von Cystosporen, welche die Neuinfection anderer Wirthsindividuen vermitteln.

Erst 5 Tage nach erfolgter Infection, nachdem schon mehrere Generationen von Mononten auf einander gefolgt sind, tritt neben den gewöhnlichen Mononten eine besondere Generation auf, die wir, weil sie Gameten erzeugt, als gametogene bezeichnen wollen. Die Sache verhält sich so.

Man trifft von dem angegebenen Zeitpunkte an unter den frisch in Epithelzellen eingedrungenen Sichelsporen nicht nur, wie bis dahin, eine einzige Sorte, sondern deren drei. Die eine Sorte stimmt mit der bisherigen überein. Sie besteht aus Sichelsporen, die schnell heranwachsen, in ihrem Protoplasma nur sehr wenige grössere körnige Einschlüsse enthalten und grob vacuolisirt erscheinen. Diese Sorte wird zu gewöhnlichen Mononten.

Eine zweite Sorte besteht aus Sichelsporen, die mit denen der ersten Sorte in dem geringen Besitz von körnigen Reservestoffen übereinstimmen, aber langsamer wachsen und sich durch eine überaus feine und gleichmässige Granulirung des Protoplasmas auszeichnen.

Diese Sorte von Sichelsporen entwickelt sich zu einer gametogenen Monontengeneration und zwar zu einer solchen, die durch Zerfalltheilung Mikrogameten liefert. Man bezeichnet diese Sorte von Mononten auch als Antheridien.

Eine dritte Sorte von in Epithelzellen eingedrungenen Sichelsporen entwickelt sich ebenfalls langsam, speichert aber dabei im Protoplasma zahlreiche, grosse, stark lichtbrechende Körner (dotterartige Reservestoffe) auf. Aus jedem Individuum dieser gametogenen Generation wird direct (ohne Theilung) ein Makrogamet. Man bezeichnet diese Individuen auch als Oogonien.

Die gametogene Generation der Mononten, die erst nach dem fünften Tage auftritt, besteht also aus zweierlei Arten von Individuen, 1) Oogonien und 2) Antheridien. Die Oogonien werden direct zu Makrogameten, während die Antheridien erst durch einen Act der Fortpflanzung, nämlich durch Zerfall-Theilung, die Mikrogameten liefern.

7) Die Bildung der Mikrogameten. (XII c, XII d.)

Die sich aus den Sichelsporen bildenden Antheridien sind anfänglich ellipsoidisch. Dann bekommen sie die gewöhnliche Kugelgestalt des Coccidiums. Wenn das Antheridium seine volle Grösse erreicht hat, löst sich die Membran seines Kernes auf. Dieser letztere nimmt dabei eine unregelmässige Gestalt an, indem er von seiner Oberfläche feine Fortsätze in das Plasma aussendet. Es sind dies Bahnen, in denen die Chromatinkörnchen aus dem Kern auswandern und sich allmählich im ganzen Protoplasma vertheilen. Als Ueberrest des Kernes bleibt im Centrum nur noch das eine bedeutende Anzahl von Chromatinkörnchen enthaltende Karyosom zurück. Dieses zerfällt später und geht zu Grunde, so dass dadurch eine Reduction der Kernsubstanz herbeigeführt wird.

Die in grosser Menge ins Protoplasma ausgewanderten und dort zerstreuten Chromatinkörnchen rücken immer mehr an die Peripherie, so dass die tieferen und centralen Partien vollständig von ihnen verlassen werden. An der Peripherie verdichten sie sich schliesslich gruppenweise (in Folge sehr complicirter Vorgänge) zu einer grösseren Anzahl von Kernen von anfänglich lockerem, später sehr compactem Gefüge, die schliesslich Kommagestalt annehmen.

Um die dergestalt durch eine Art multipler Kernvermehrung gebildeten Kerne sammelt sich je ein kleines Klümpchen hyalinen Plasmas, das sich immer schärfer abgrenzt. Diese Plasmaklümpchen mit ihrem Kern sind die Anlagen der Mikrogameten, die also durch simultane Zerfalltheilung entstehen. Sie fangen alsbald an, sich träge hin und her zu krümmen. Ihre Kerne werden noch länger und schmäler. Aus dem hyalinen Plasma bilden sich zwei Geisseln, eine vordere und eine hintere, die vordere zuerst. Diese fangen an sich zu bewegen, und zwar immer lebhafter, bis die Mikrogameten sich schliesslich von der Oberfläche des Antheridiums loslösen und sodann frei schwärmend im Darmlumen angetroffen werden. Die Hauptmasse des Plasmaleibes des Antheridiums bleibt als grosser, kugliger Restkörper zurück und geht mitsammt den eingeschlossenen Resten des Karyosoma zu Grunde.

8) Der Bau der ausgebildeten Mikrogameten. (XII e.)

Die Mikrogameten sind langgestreckt fadenförmig, bis 7 μ lang und kaum 1 μ dick, sanft sichelförmig gekrümmt, vorn in eine glänzende Spitze auslaufend, die offenbar das Einbohren erleichtert. Der Körper des Mikrogameten besteht fast ausschliesslich aus Chromatinsubstanz, nur seine Spitze und das Hinterende (die Basis der hinteren Geissel) sind plasmatisch. Von den beiden plasmatischen Geisseln entspringt die vordere vorn, an der Basis der kleinen, stark lichtbrechenden Spitze, an der concaven Seite des Körpers. Sie ist mindestens doppelt so lang als der Gametenleib selbst. Die hintere Geissel ist eine directe hintere Verlängerung des Körpers. Sie ist vielleicht etwas kürzer als die vordere.

Die Mikrogameten bewegen sich vorwärts durch lebhaft schlängelnde Bewegungen der vorderen Geissel, die dabei nach hinten gerichtet ist. Sie drehen sich dabei um ihre Längsaxe. Die hintere Geissel scheint nur zur Steuerung zu dienen und erinnert an die Schleppgeissel der Heteromastigoda unter den Flagellata.

9) Die Bildung der Makrogameten. (XIc.)

Wie schon bemerkt beladen sich die Oogonien reichlich mit Reservestoffen in Form von stark lichtbrechenden Körnchen. Aus einem Oogonium wird direct ein Makrogamet unter folgenden Vorgängen. Indem der Körper wächst, wird er zunächt ellipsoidisch, dann bohnenförmig und schliesslich kugelig. Dabei vergrössert sich im wachsenden Kern besonders stark das Karyosom. Der Kern des ausgebildeten Oogoniums stimmt ganz mit dem der Mononten überein. Wenn das Oogonium seine volle Grösse erreicht hat, so rückt das Karyosom aus dem Centrum des Kernes langsam an dessen Grenze und tritt in das umgebende Plasma aus, wobei es sofort in viele grössere und kleinere Partikel zerfällt, die dann explosionsartig aus dem Zellleib ausgestossen werden. Diese Partikel erscheinen im Leben als kleine glänzende Tröpfchen.

Durch diesen Vorgang der Reifung, bei dem eine Reduction der Chromatinsubstanz erfolgt (das Chromatin bildet einen wesentlichen Bestandtheil des Karyosoma), wird das Oogonium zu einem reifen, befruchtungsfähigen Makrogameten, der inzwischen wohl schon aus der Wirthszelle ausgetreten und in das Darmlumen gefallen ist.

10) Die totale Karyogamie (Copulation) der Gameten. (XIII, XIV, XV.)

Schaudinn hat die Stadien dieses Vorganges nicht nur an conservirtem und gefärbtem Material untersucht, sondern er hat alle Erscheinungen direct am lebenden Object beobachtet. (Dies gilt übrigens für den ganzen Entwickelungscyclus des Parasiten.) Diese Beobachtung gehört nach Schaudinn zu den anziehendsten mikroskopischen Genüssen.

Sofort nach Ausstossung der Karyosomtröpfchen rückt der Kern des Makrogameten aus dem Centrum heraus und nähert sich der Oberfläche. In der nächsten Nähe des Kernes bildet sich an der Oberfläche des Makrogameten der Empfängnisshügel, das ist eine kleine Hervorwölbung aus vollkommen hyalinem Protoplasma, die sehr langsame amöboide Bewegungen zeigt. Das hyaline Plasma setzt sich vom Empfängnisshügel bis zum Kern fort. An dieser Stelle bildet sich bei der Copulation eine trichterförmige Einsenkung, die Mikropyle.

Vor Ausstossung der Karyosomtröpfchen sind die Mikrogameten den Makrogameten gegenüber gleichgültig. Sind aber die Karyosomtröpfchen ausgetreten, so werden plötzlich alle in der Nähe befindlichen Mikrogameten wie von einem Magneten angezogen, sie stürzen mit beschleunigter Geschwindigkeit von allen Seiten auf dem kürzesten Wege zum Makrogameten heran.

Bisweilen ist der ganz reife Makrogamet noch in der Darmepithelzelle eingeschlossen. Man kann dann sehen, wie ein Mikrogamet mit verblüffender Schnelligkeit mit seiner Spitze sich in die Epithelzelle einbohrt, um durch ihr Plasma zu dem eingeschlossenen Makrogameten zu gelangen.

Es liegen wichtige Anhaltspunkte für die Annahme vor, dass die Anziehung von den Theilen des ausgestossenen Karyosoma ausgeübt wird,

dass es sich um eine chemotaktische Wirkung der im Darmsaft aufgelösten Karyosomasubstanz handelt. Sobald die Gameten, die sich dieser Substanz gegenüber positiv chemotaktisch verhalten, in ihre Ausbreitungssphäre gelangen, werden sie durch die differenten Concentrationsgrade, welche ihren Körper treffen, so gerichtet, dass die vordere Spitze in die stärker concentrirte Schicht zu liegen kommt, wobei sie die Richtung nach der Reizquelle erhalten.

Der Makrogamet wird von 12—14, selten mehr, Mikrogameten umschwärmt, deren Spitze bei allen gegen den Empfängnisshügel gerichtet ist. Sobald ein Mikrogamet diesen berührt, bleibt er an ihm kleben und dringt in den Makrogameten ein, der Mikropyle folgend. Sofort, nachdem der Mikrogamet eingedrungen ist, wird die Mikropyle durch einen kleinen Pfropf einer etwas stärker lichtbrechenden Substanz verschlossen, und gleichzeitig bildet sich an der ganzen Oberfläche des Makrogameten eine dichte, nirgends unterbrochene Membran, welche das Eintreten weiterer Mikrogameten verunmöglicht.

Die Copulation hat sich, wenigstens äusserlich, vollzogen. Makrogamet und Mikrogamet sind zu einer Zygote verschmolzen, die durch das Auftreten einer Cystenhülle sofort zu einer Cystozygote wird.

Die ausgesperrten Mikrogameten verschmelzen um die verstopfte Mikropyle zu einem unregelmässigen Chromatinklumpen, der zuletzt aufgelöst wird.

Der eingedrungene Mikrogamet, respective die den grössten Theil seines Körpers bildende Chromatinsubtanz, krümmt sich zu einem Knäuel zusammen, der sich der Oberfläche des Makrogametenkernes auflagert und zu einem compacten, unregelmässigen Klumpen wird. Dann verschmelzen die beiden Kerne ganz langsam, aber vollständig, miteinander zum Synkaryon der Cystozygote. Die Copulation ist somit eine typische Karyogamie.

Das durch Verschmelzung der beiden Gametenkerne entstandene Synkaryon hat zunächst die Gestalt einer langgestreckten Spindel, die mit ihren beiden Spitzen die gegenüberliegenden Cystenwände berührt.

11) Die Bildung der Amphionten.

Die Cystenhülle der Zygote wird immer dichter und undurchlässiger, während die Zygote im Uebrigen beträchtliche Zeit (24 Stunden) in einem Ruhezustand verharrt, bevor sie als Amphiont sich zur Vermehrung anschickt. Meist verlassen die Amphionten oder Cystozygoten den Darm des Wirthes schon in diesem Zustande mit dessen Excrementen, so dass ihre Fortpflanzung durch Conitomie ausserhalb des Wirthes stattfindet. Ein Theil der Amphionten aber bleibt zurück und gelangt erst später, nach erfolgter Sporulation, ins Freie. Die ersten Amphiontencysten gelangen am 7. Tage nach aussen.

12) Die Vermehrung der Amphionten. (XVI, XVII, XVIII.)

Nach der erwähnten Ruhepause zieht sich das spindelförmige Synkaryon im Centrum der Cyste zu einem kugeligen Kern zusammen. Nachdem dieser eine Reihe von Veränderungen erlitten, theilt er sich durch eine Art primitiver Mitose in zwei Tochterkerne, von denen jeder wieder auf dieselbe Weise in zwei getheilt wird. Während dieses Theilungsvorganges contrahirt sich der Plasmaleib innerhalb der Cystenhülle und zieht sich durch Ausscheidung von Flüssigkeit zwischen ihm und der Cystenhülle

von dieser zurück. Die 4 Enkelkerne des Synkaryon gruppiren sich regelmässig in den 4 Quadranten des Plasmaleibes, der nun simultan in vier gleich grosse Theilstücke zerfällt, deren Centrum von je einem Kern eingenommen wird. Im Centrum der Cyste bleibt ein kleiner, unregelmässig gestalteter Restkörper zurück. Die so durch Conitomie entstandenen 4 Sporen werden durch Absonderung einer äusseren dickeren Gallerthülle und einer inneren, ihrer Oberfläche dicht angeschmiegten, stark lichtbrechenden Membran zu Cystosporen. Diese Cystosporen sind vermöge ihrer undurchlässigen Cystenhülle Dauersporen. Sie können ohne Schaden für ihre Keimfähigkeit in dem entleerten Koth des Wirthsthieres eintrocknen und sind lange gegen äussere Einflüsse sehr widerstandsfähig.

Die Cystosporen sind Sporen der ersten Generation oder erster Ordnung. Ihr Plasmaleib theilt sich in die Sporen der zweiten Generation oder zweiter Ordnung.

13) Die Vermehrung der Cystosporen (Sporen erster Generation) und Bildung der sichelförmigen Gymnosporen (Sporen zweiter Generation). (XIX u. XX.)

Der Kern der Cystosporen theilt sich wiederum durch eine Art primitiver Mitose. Mit der Kerntheilung geht die Ausbildung eines grossen centralen Restkörpers Hand in Hand. Die beiden Tochterkerne rücken an die Pole der ovoiden Cystospore, und nun zerfällt der Plasmaleib der Cystospore in zwei sichelförmige Theilstücke unter Zurücklassung des die beiden Stücke voneinander trennenden grossen Restkörpers. Die so gebildeten 2 Theilstücke sind sichelförmige Gymnosporen (Sichelkeime, Sporozoiten). Sie bilden die zweite Sporengeneration der Amphionten.

14) Die Infection der Lithobien mit Coccidien.

Nach den Untersuchungen von Schaudinn ist es nicht wahrscheinlich, dass die Cystosporen von Coccidium in einen Zwischenwirth gelangen, um mit diesem schliesslich wieder in den Darm von Lithobius zu kommen. Die Asseln (Oniscus, Porcellio), die mit den Lithobien zusammen vorkommen und von ihnen gefressen werden, sind keine Zwischenwirthe. Obschon sie sich leicht inficiren könnten, indem sie wie jeglichen Schmutz so auch den Koth von Lithobien fressen, hat doch Schaudinn festgestellt, dass die Cystosporen der Lithobiencoccidien im Asseldarm nicht platzen. Hingegen hat Schaudinn in vollständig einwandfreier Weise festgestellt, dass sich die Lithobien direct durch ihrer Nahrung beigemischte Cystosporen inficiren lassen. Wenn in den Excrementen eines isolirten Lithobius 8 Tage lang keine Cystosporen auftreten, so kann man sicher sein, dass das betreffende Individuum coccidienfrei ist. Füttert man nun solche Individuen mit Stückchen von Mehlwurmfleisch, denen Cystosporen von Coccidium schubergi zugefügt werden, so gelingt leicht die Reininfection der betreffenden Lithobien mit dieser Coccidienart, und nach einer Woche gehen mit den Excrementen des inficirten Lithobius wiederum die ersten Cystosporen ab.

Die natürliche Infection der Lithobien ist noch nicht sicher ermittelt. Da der Kannibalismus der Lithobien sicher festgestellt ist, so ist gelegentliche Infection auf diesem Wege sehr gut möglich. Möglich ist auch, dass eine Infection erfolgt, wenn Lithobius Asseln fressen, die zufällig eben erst Lithobiuskoth mit Cystosporen verzehrt, oder solche, die sich bloss äusserlich mit solchem Koth beschmutzt haben.

Wenn man die Cystosporen in den Darmsaft eines frisch getödteten Lithobius bringt, so kann man das Platzen ihrer Cystenhüllen und das Auskriechen der sichelförmigen Gymnosporen leicht beobachten. Dieses Platzen scheint durch Quellung des Restkörpers bewerkstelligt zu werden. Beim Platzen öffnen sich die Cysten stets in einer meridionalen, glatten Linie.

Die im Darm von Lithobius frei gewordenen Sichelsporen dringen in Darmepithelzellen ein und entwickeln sich zu der ersten Generation von Mononten.

So schliesst sich der Entwickelungscyclus der Coccidien.

Wir ersehen aus der vorstehenden Darstellung, dass die durch einen geschlechtlichen Vorgang eingeleitete Amphigonie Cystosporen liefert, die zur Infection neuer Wirthe bestimmt sind, während durch die ungeschlechtliche (mehrfach wiederholte) Monogonie Gymnosporen gebildet werden, die zur Ausbreitung des Parasiten über den ganzen Darmkanal des Wirthes dienen.

Bei Gelegenheit der Schilderung des Entwickelungscyclus der Lithobiuscoccidien wollen wir Coccidium cuniculi Rivolta und C. perforans Leuck. (C. oviforme) erwähnen. Es sind dies Coccidien, welche, das erstere in den Gallengängen, das letztere im Darm des Kaninchens und Hasen, seltener des Menschen, vorkommen. Sie erzeugen die bekannte Kaninchenseuche, welche häufig ganze Zuchten dahinrafft, indem besonders die jungen Thiere nach der Infection acut

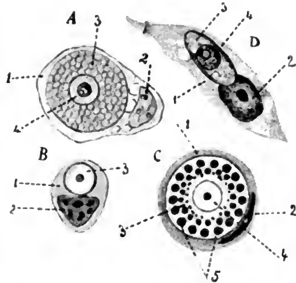


Fig. 221. *A* **Coccidium schubergi** Schaudinn. Ausgebildeter Monont (Schizont) in einer Epithelzelle, nach dem lebenden Object, Vergrösserung ca. 800/1, nach Schaudinn 1900. *B* und *C* **Coccidium perforans** Leuck. **(C. oviforme).** *B* Junger Amphiont (Sporont) in einer Epithelzelle. *C* Aelterer Amphiont vor der Encystirung, nach conservirten und gefärbten Präparaten, Simond, 1897. *D* **Benedenia (Klossia) octopiana** Schn. Junger Parasit in der Epithelzelle, nach Siedlecki 1898. C. schubergi in Lithobius, C. perforans in Kaninchen. Benedenia octopiana in Octopus und Sepia. *1* Darmzelle des Wirthes, *2* ihr Kern, *3* Parasit, *4* sein Kern, *5* Chromatinkörperchen.

erkranken und in 8—14 Tagen sterben. Die Infection geschieht wie bei Lithobius direct durch Cystosporen, welche mit dem damit beschmutzten Futter in den Körper der Wirthe gelangen. Im Miste verseuchter Ställe kommen massenhaft Cystosporen dieser Coccidienformen vor. Die neueste Untersuchung rührt von P. L. Simond (1897) her. Die Ausbreitung im Wirthe geschieht, wie bei den Lithobiuscoccidien, durch monogone Erzeugung von sichelförmigen Gymnosporen, die wieder neue Wirthszellen inficiren.

Varietäten von Coccidium perforans erzeugen Krankheiten beim Pferd, der Ziege, dem Schaf, dem Rind und dem Schwein. Man consultire darüber die Arbeiten von Zürn, E. Zschokke, Hess und Guillebeau.

III. Haemosporidia.

Die mit Generationswechsel verbundene Fortpflanzung der Hämosporidia durch Conitomie ist nunmehr, dank den Untersuchungen über die Lebensgeschichte der Malaria-Parasiten, gut bekannt. Doch bleiben immer noch manche Lücken auszufüllen. Es hat sich herausgestellt, dass der Generationswechsel der Haemosporidia in den meisten seiner Phasen eine grosse Uebereinstimmung mit dem der Coccidien zeigt.

Durch Hämosporidien (Blutzellenschmarotzer) werden beim Menschen die verschiedenen Formen des Wechselfiebers (Malaria tertiana, tertiana maligna, quartana, quotidiana, aestivo-autumnalis, perniciosa, Kamerunfieber u. s. w.) hervorgerufen. Auch bei Vögeln erregen Hämosporidien eine Art Malaria. Das Texasfieber des Rindes wird durch eine Hämosporidienform hervorgerufen. Es sind ferner Hämosporidien in den Blutkörperchen verschiedener Säugethiere, Reptilien und Amphibien beobachtet und beschrieben worden.

Es ist nunmehr festgestellt, dass der Generationswechel der Hämosporidien unter einem Wirthswechsel erfolgt. Als zweite Wirthe (Zwischenwirthe) sind für die Malariaparasiten des Menschen Arten der Stechmückengattung Anopheles (Fig. 224, 225, 227), für die Krankheitserreger der Vogelmalaria Arten der Stechmückengattung Culex, für die Texasseuche der Rinder gewisse Zecken (Boophilus bovis) nachgewiesen. Durch den Stich dieser Thiere gelangen bestimmte Stadien der Krankheitserreger aus den Speicheldrüsen der Insecten in das Blut der betreffenden Warmblüter, und beim Saugen des Blutes malariakranker Warmblüter kehren bestimmte Stadien der Parasiten wieder in den Körper der Insecten, zunächst in deren Darm zurück.

Die verschiedenen Formen der Krankheitserreger, Mononten und Amphionten, vermehren sich durch Conitomie, und zwar in beiden miteinander abwechselnden Wirthen. Dabei findet die Monogonie im Wirbelthier, die Amphigonie im Insectenkörper statt.

Die Literatur über die Hämosporidien, besonders über die Malariaparasiten, ist eine sehr ausgedehnte. Ueber die Geschichte der Malariaforschung orientirt man sich am besten bei Nuttal 1899, Schaudinn 1899 und in der neuesten Malaria-Monographie von Grassi. Laveran entdeckte zuerst (1880) einen der Malariaparasiten des Menschen. Die Entwickelung und Vermehrung der Parasiten im Blute des Menschen wurde zuerst von Golgi 1889 gründlich untersucht. Die Copulation entdeckte zuerst Mc Callum 1898. Das Verdienst der Erforschung der in den Stechmücken lebenden Generation der Malariaparasiten der Vögel und des Menschen, und das Verdienst der Feststellung der Art der Infection gebührt Ross (1897), Grassi (1898) und seinen italienischen Mitarbeitern und Koch (1899). Die Krankheitserreger der Texasseuche des Rindes sind seit 1891 besonders von Smith untersucht worden.

Für die Darstellung der Fortpflanzung der Hämosporidien wählen wir die Malariaparasiten des Menschen und verwenden zu diesem

Zwecke in erster Linie die Angaben und Abbildungen von Golgi (1889), Labbé (1894) und besonders die allerneueste, ausführliche, durch gute Abbildungen illustrirte Abhandlung von Grassi (1900)[1].

Der Generationswechsel der Malariaparasiten des Menschen (Fig. 222, 223, 226, 228).

1) Die Mononten (Fig. 222, 223 *A* bis *G*).

Die jüngsten Stadien der Parasiten, die man in den rothen Blutkörperchen der malariakranken Menschen antrifft, sind winzig kleine, nackte, mit je einem Kern ausgerüstete, amöboid bewegliche Zellen, die kein Pigment enthalten. Bei den verschiedenen Arten der Parasiten, es giebt deren mindestens drei, ist die Form und Bewegungsweise der Lobopodien verschieden. Diese Zellen, es sind junge Mononten, wachsen rasch heran. Beim Quartanparasiten, Plasmodium malariae, erreichen sie nach 24 Stunden ungefähr den fünften oder den sechsten Theil der Grösse des rothen Blutkörperchens. Indem sie unter amöboiden Bewegungen heranwachsen, zersetzen sie den rothen Farbstoff (das Hämoglobin) der Blutkörperchen, in denen sie schmarotzen. Die Zersetzungsproducte des Hämoglobins lagern sich in Form von braunen Pigmentkörnchen (Melanin, Malariafarbstoff) im Protoplasma der Mononten ab.

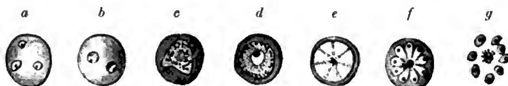


Fig. 222. **Plasmodium malariae** Laveran (**Haemamoeba laverani, varietas quartana** Golgi) aus dem Blut malariakranker Menschen, *a* frisch inficirtes Blutkörperchen, *b* etwas grössere Keime, *c* erwachsener Parasit mit starker Pigmentkörnung, grosse, lappige Fortsätze bildend, *d* abgerundete Form mit grossem Kern, *e* Beginn der Keimbildung, *f* rosettenförmig um einen Restkörper angeordnete Keime, *g* freie Keime (Gymnosporen) nach Zerfall des rothen Blutkörperchens. Nach Labbé 1894 (aus Wasielewski, Sporozoenkunde, 1896).

Bei fortschreitendem Wachsthum des Parasiten — (nach 48 Stunden ist der Monont von Plasmodium malariae ein Drittel bis halb so gross wie das Blutkörperchen — hypertrophiren die inficirten Blutkörperchen. Schliesslich bildet die Substanz des aufgeblähten Blutkörperchens nur noch eine ganz dünne Schicht um den sich abrundenden, zur vollen Grösse herangewachsenen Parasiten, der sich nunmehr zur Fortpflanzung anschickt. Die Vermehrung geschieht durch Zerfalltheilung oder Conitomie. Dabei theilt sich zunächst der Kern wiederholt, so dass eine bei den verschiedenen Arten verschiedene Anzahl — bei Plasmodium malariae gewöhnlich 9 bis 12 — von Kernen gebildet werden. Jetzt, bei Pl. malariae, nach Ablauf non 72 Stunden, zerfällt der Monont simultan in 9 bis 12 kernhaltige Portiönchen, unter Zurücklassung eines centralen, die Melaninkörnchen enthaltenden Restkörpers. Diese Portiönchen sind Gymnosporen. Sofort nach dem Zerfall des Mononten in seine Gymnosporen oder gleichzeitig mit ihm zerfällt auch der Rest des degenerirten Blutkörperchens,

1) Die ersten Abschnitte der vorliegenden Neubearbeitung der Protozoa waren schon gedruckt, als Grassi's grosse Abhandlung erschien.

das den Mononten enthielt. Gleichzeitig mit diesem Zerfall erfolgt bei Infection mit Plasmodium malariae ein neuer Anfall des Wechselfiebers, und zwar der charakteristischen Quartana, bei der sich die Anfälle regelmässig alle 72 Stunden wiederholen. Zum Verständniss dieses zeitlichen Zusammenhanges muss bemerkt werden, dass bei der reinen Quartana sämmtliche Mononten in allen inficirten Blutkörperchen einer und derselben kranken Person gleichzeitig heranwachsen, gleichzeitig sich zur Vermehrung anschicken und gleichzeitig durch Conitomie zerfallen.

Ein anderer Malariaparasit, Plasmodium vivax, vollendet als Monont sein Wachstum und seine Fortpflanzung in 48 Stunden und erzeugt das Terzanfieber.

Die drei genauer bekannten Hämosporidien, welche beim Menschen Malaria erregen, werden von Grassi folgendermaassen charakterisirt.

Plasmodium malariae.

Als junger Keim entsendet der Plasmaleib des Mononten langsam Lobopodien, die gewöhnlich lang und dünn sind. Die Protoplasmaströmungen, die sich an den mitgeführten Pigmentkörnchen erkennen lassen, sind undeutlich. Das Pigment findet sich in Form von gröberen Körnchen oder Stäbchen und ist dunkelbraun.

Beim Heranwachsen, wobei auch die Menge von Pigment zunimmt, büsst der Körper allmählich seine Beweglichkeit ein, bleibt aber trotzdem zunächst lappig und rundet sich erst spät ab.

Bei der Zerfalltheilung werden gewöhnlich 9—12, bisweilen nur 6, gelegentlich jedoch bis 14 Gymnosporen gebildet.

Der Parasit füllt, erwachsen, fast das ganze Blutkörperchen aus, ohne jedoch dessen Peripherie zu alteriren, die vielmehr ihre natürliche Farbe und ihre Dimensionen beibehält.

Der Entwickelungscyclus des Mononten, vom Eindringen in das Blutkörperchen bis zur Zerfalltheilung, dauert 72 Stunden, dabei sammelt er sich nicht mit Vorliebe im Blutgefässgebiet bestimmter Eingeweide an.

Erzeugt die Quartana.

Plasmodium vivax.

Der Monont zeichnet sich durch lebhaftere amöboide Bewegungen — auch auf den heranwachsenden Stadien — aus. Die Protoplasmaströmungen sind ebenfalls lebhafter. Die Pigmentkörperchen sind feiner, mehr körnig und ihre braune Farbe etwas lichter als bei P. malariae.

Bei der Zerfall-Theilung der Mononten werden gewöhnlich 15 bis 20 Gymnosporen gebildet.

Das inficirte Blutkörperchen schwillt gewöhnlich an und entfärbt sich. Der Parasit kann es schliesslich vollständig ausfüllen.

Der Entwickelungscyclus der Mononten dauert 48 Stunden.

Die erwachsenen oder in Sporulation begriffenen Sporonten sammeln sich mit Vorliebe, aber keineswegs ausschliesslich, in der Milz an.

Erzeugt das Tertianfieber.

Laverania malariae.

Die Mononten dieser Art sind kleiner als die anderen. Ein erwachsener Monont erreicht höchstens die halbe Grösse des rothen Blut-

körperchens. Die in Conitomie begriffenen Mononten sind von verschiedener Grösse, doch werden sie nie grösser als zwei Dritttheile der Blutkörperchen.

Wenn der Monont ruht, erscheint er häufig von ringförmiger Gestalt und zeigt schärfere Umrisse als der Tertianaparasit. Er hebt sich deutlicher vom Blutkörperchen ab.

Seine amöboiden Bewegungen sind lebhaft. Eine Pigmentverschiebung (Strömung) lässt sich nur selten beobachten. Das Pigment findet sich in relativ geringer Menge und tritt in feinen, häufig sehr feinen, Körnchen auf. Meist findet es sich gegen den Rand des Körpers zu.

Das inficirte Blutkörperchen neigt eher dazu kleiner zu werden, zu schrumpfen.

Die Gymnosporen sind kleiner als bei den anderen Arten und werden gewöhnlich in geringerer Zahl (7, 10, 12, selten 15 oder 16) gebildet.

Dauer des Entwickelungscyclus der Mononten nicht genau bekannt, wahrscheinlich 48 Stunden. Die erwachsenen und in Sporulation begriffenen Mononten sammeln sich fast oder ganz ausschliesslich im Blutgefässsystem gewisser Eingeweide an und fehlen im peripheren Blutgefässsystem.

Erzeugt im Wesentlichen ein, häufig perniciöses, Tertianfieber, mit sehr lang andauernden Fieberanfällen (Tertiana maligna, Quotidiana, Aestivo-Autumnalfieber [Marchiafava und seine Schüler] Bidua und Quotidiana [Bacelli], Tropica [Koch] u. s. w.).

2) Die Autoinfection des Menschen durch die Gymnosporen der Mononten.

Die bei der Conitomie der Mononten entstehenden Gymnosporen gerathen durch Zerfall des Blutkörperchens in die Blutflüssigkeit und dringen als winzig kleine, amöboide Körperchen in neue rothe Blutkörperchen ein, wo sie zu einer neuen Monontengeneration heranwachsen, die sich wiederum nach 48 resp. 72 Stunden in derselben Weise, ungeschlechtlich, durch Zerfalltheilung fortpflanzt. So wiederholen sich die Generationen, wie die Fieberanfälle. Es dienen also die ungeschlechtlich erzeugten Gymnosporen zur Ausbreitung der Parasiten im Blute des Menschen, wie die Gymnosporen der Coccidienmononten den Parasiten auf das ganze Darmepithel des Wirthes ausbreiten.

3) Die gametogene Generation der Mononten (Fig. 223 *H*, *I*).

Die in die rothen Blutkörperchen eindringenden Gymnosporen entwickeln sich nicht immer zu gewöhnlichen Mononten, sondern sie werden unter gewissen, noch nicht festgestellten, Bedingungen zu Individuen einer gametogenen Generation (Gametomononten). Diese Gametomononten sind genau wie bei den Coccidien von zweierlei Art, nämlich entweder Oogonien, von denen sich ein jedes in toto zu einem Makrogameten entwickelt oder Antheridien, die durch einen Vermehrungsvorgang eine Mehrzahl von Mikrogameten liefern.

4) Die Bildung der Makrogameten (Fig. 223 H_1, I_1, *K*).

Die nun folgende Darstellung bezieht sich in der Hauptsache auf Laverania malariae (= Haemomenas praecox).


A
B
C
D
E
F
G
H_1
H_2
I_1
I_2
K
L
M
N
O
P
Q
R
T
U
V
W
X
Y
Z
Z_1
Z_2
p
1
2
3
4
5
6
7
8
9

Fig. 223. **Entwickelungscyclus der Malaria-Parasiten des Menschen.** Schematische Darstellung, combinirt nach den Beobachtungen und Abbildungen von GOLGI 1889, LABBÉ 1894 und GRASSI 1900. *A* bis *G*. Die Figuren *A* bis *G* repräsentiren den ungeschlechtlichen Fortpflanzungscyclus des Parasiten (Mononten) innerhalb des menschlichen Körpers resp. seiner rothen Blutkörperchen. Als Typus ist gewählt **Haemamoeba laverani, varietas tertiana = Plasmodium vivax** GRASSI. Die Abbildungen nach LABBÉ 1894. *1* bis Z_2 Die Figuren *1* bis Z_2 beziehen sich auf **Laverania malariae** GRASSI. Ihnen liegen die Abbildungen zu Grunde, die GRASSI 1900 veröffentlicht hat. Sie stellen den durch einen geschlechtlichen Vorgang (totale Karyogamie) eingeleiteten Vermehrungsprocess des Malariaparasiten (Amphionten) innerhalb der Stechmücke Anopheles dar, mit Ausnahme des Stadiums 1, das noch im Blute des Menschen vorkommt. (Der Buchstabe *S* ist aus Versehen übergangen worden.) *A, B, C, D, E, F* Wachsthum und Fortpflanzung (Sporulation, Conitomie) der Parasiten (Mononten) innerhalb der rothen Blutkörperchen. *G* Zerfall des Blutkörperchens, Freiwerden der Gymnosporen, zeitlich zusammenfallend mit einem Fieberanfall. Die Gymnosporen inficiren entweder wieder (gefiederte Pfeile) neue Blutkörperchen, wo sie den nämlichen Entwickelungs- und Vermehrungsprocess wiederholen (was sehr viele Male geschehen kann), oder sie werden, in Blutkörperchen eindringend, zu sich geschlechtlich als Mikro- und Makrogameten differenzirenden Elementen. Bei **Laverania malariae** nehmen sie dabei zunächst die Gestalt von Halbmonden I_1, I_2 an. Mit dem Blute beim Stechen und Saugen von Anopheles in den Darm dieser Stechmücke übergeführt, entwickeln sich die einen Halbmonde direct zu Makrogameten (*K*), die andern runden sich ab (*L*) und liefern eine Anzahl fadenförmiger, schlängelnd sich bewegender Mikrogameten (*M*). Im Magen von Anopheles findet dann sofort die Karyogamie (Befruchtung) zwischen einem Makrogameten und einem Mikrogameten statt (*N*). Die daraus resultirende Zygocyte nimmt eine gestreckt spindelförmige Gestalt (Würmchen) an (*O, P*) und dringt in die Epithelwand des Darmes ein und durch diese in die vom Fettkörper, den Geschlechtsdrüsen etc. theilweise erfüllte Leibeshöhle hinaus, wobei sie sich abrundet und von der ausgestülpten Tunica elastico-muscularis des Darmes wie von einer Cystenmembran umhüllt wird (*T*). Die Figuren *U, V, W, X, Y, Z* zeigen das Wachsthum dieser Amphionten, die Processe der Kernvermehrung und der Bildung der fadenförmigen Gymnosporen. Letztere treten aus den Hüllen der reifen Zygocyten (Amphionten) aus, gelangen in die Leibeshöhle, von da in die Speicheldrüsen (Z_2 Sporozoiten der Speicheldrüsen) und von da beim Stich mit dem giftigen Speichel in das Blut des Menschen. Hier dringen sie in Blutkörperchen ein, werden amöboid und bilden (*A*) den Ausgangspunkt einer neuen Reihe ungeschlechtlich durch Conitomie sich fortpflanzender Generationen von Mononten. Für alle Einzeldarstellungen gültige Bezeichnungen: *p* Malariaparasit, *1* Darminhalt (Blut des Menschen) der Mücke in Verdauung, *2* Cuticula des Darmepithels der Mücke, *3* Darmepithelzellen, *4* Tunica elastico-muscularis des Darmepithels, um die Zygocyten eine Art Cystenhülle bildend, *5* Fettkörper, *6* Lacunen der Leibeshöhle, *7* Pigment, *8* Kern der Darmepithelzellen, *9* Restkörper (meist das Pigment enthaltend).

Bei Laverania nehmen diejenigen in rothe Blutkörperchen eindringenden Gymnosporen von Mononten, die zu Oogonien resp. zu Makrogameten werden, frühzeitig eine von der Form der gewöhnlichen Mononten abweichende Gestalt an. Sie werden halbmondförmig: diese Halbmonde wurden früher für Degenerationsproducte gehalten. Es ist festgestellt, dass sie sich im Knochenmark ausbilden, wo übrigens gleichzeitig auch gewöhnliche Mononten zur Entwickelung gelangen. In diesen halbmondförmigen Oogonien ist das Pigment meistens rings um den Kern angeordnet, anstatt durch den Körper zerstreut zu sein.

Die Oogonien entwickeln sich nur im Darm der Stechmücken der Gattung Anopheles weiter, in den sie zusammen mit den sie einschliessenden rothen Blutkörperchen gelangen. Nur die gametogenen Mononten, nicht aber auch die gewöhnlichen, entwickeln sich im Darm von Anopheles weiter.

Sie runden sich ab und fallen aus dem Blutkörperchen heraus. Es wurde ferner das Austreten von Chromatinkörperchen beobachtet, deren Deutung als Reductionskörper nahe genug lag. (Nach SCHAUDINN machen die Makrogameten der Malariaparasiten der Vögel einen ganz entsprechenden Reifungsprocess, wie bei den Coccidien durch, sie runden

sich kugelig ab, wobei ein Theil der Kernsubstanz [das Karyosoma] ausgestossen wird. Wenn diese Vorgänge sich abgespielt haben, so ist das Oogonium zu dem reifen, befruchtungsfähigen Makrogameten geworden.)

Die Oogonien der beiden anderen Malariaparasiten des Menschen unterscheiden sich in ihrer Form weniger auffällig von der der gewöhnlichen Mononten. Sie werden grösser als die Blutkörperchen (bis 2- oder 3 mal so gross). Die Pigmentkörnchen zeigen lebhaftere Bewegungen als bei den gewöhnlichen Mononten.

5) Die Bildung der Mikrogameten (Fig. 223 H_2, I_2, *L*, *M*).

Wie bei der Entwickelung der Makrogameten runden sich die auf diesen Stadien von den halbmondförmigen Oogonien nicht zu unterscheidenden Antheridien von Laverania malariae, in den Darm von Anopheles gelangt, ab und fallen aus dem Blutkörperchen hinaus in die vom Insect aufgesaugte Blutflüssigkeit. Inzwischen hat (schon im menschlichen Körper) die directe Theilung des Antheridiumkernes begonnen. Sie führt zur Bildung einer geringen Anzahl (4 bis 6, selten 7) von Kernen, die an die Oberfläche rücken, sich, umhüllt von einer ganz dünnen Protoplasmaschicht, ausserordentlich in die Länge strecken, sich sodann zu bewegen beginnen und sich schliesslich als fadenförmige Mikrogameten loslösen, um lebhaft durch die Blutflüssigkeit zu schwimmen. Sie lassen einen kleinen, die Pigmentkörper enthaltenden Restkörper zurück. Bei ihrer Bildung wurde ebenfalls der Austritt von Tröpfchen chromatischer Substanz aus den Antheridien beobachtet.

6) Die Mikrogameten (Fig. 223 *M*—*N*).

Die reifen, befruchtungsfähigen Mikrogameten sind langgestreckte, unter schlängelnder Bewegung energisch schwimmende Fäden, die fast ausschliesslich aus Chromatin bestehen. Von den Mikrogameten der Coccidien unterscheiden sie sich hauptsächlich durch das Fehlen der Geisseln.

7) Die totale Karyogamie der Gameten (Fig. 223 *N*).

An dem reifen von Mikrogameten umschwärmten Mikrogameten bildet sich ein Empfängnisshügel. Der erste Mikrogamet, der diesen berührt, bleibt haften und dringt in den Makrogameten ein. Sein Kern verschmilzt mit dem des letzteren zum Synkaryon. Weitere Mikrogameten, wenn sie auch mit dem Makrogameten in Berührung kommen, werden nicht an- und nicht aufgenommen.

Die Karyogamie (im Darm der Mücke) erfolgt wahrscheinlich auf den Reiz hin, welcher durch die Abkühlung ausgeübt wird, die das Blut beim Verlassen des Warmblüters erleidet. SCHAUDINN constatirte, dass die Gameten von Proteosoma (Malariaparasit der Vögel) auch auf dem abgekühlten Objectträger bald zur Copulation schreiten.

8) Die Entwickelung der Zygote zum Amphionten (Fig. 223 *O*, *P*, *Q*, *R*, *T*).

Während die Zygote bei den Coccidien sofort, nachdem der Mikrogamet eingedrungen ist, durch Bildung einer Cystenhülle zu einer äusserlich ruhenden Cystozygote wird, gestalten sich die Verhältnisse bei den Hämospori-

dien der Malaria wesentlich anders. Erstens bleiben die Zygoten vorläufig nackt (Gymnozygoten), zweitens geben sie ihre Kugelgestalt auf und werden zuerst kaulquappen- oder cercarienförmig und schliesslich gestreckt-spindelförmig; und drittens werden sie beweglich.

Diese nackten Zygoten wurden als Würmchen bezeichnet. Sie enthalten meist eine Vacuole. In mancher Beziehung erinnern sie in ihrer Gestalt an die Gymnosporen von Coccidien. Die eine Hälfte des Körpers ist etwas dicker als die andere; die dickere endigt mit einer Spitze, die dünnere abgerundet. Länge bis im Maximum 20 μ.

Die würmchenförmigen Zygoten bewegen sich in der im Magen von Anopheles enthaltenen menschlichen Blutflüssigkeit vorwärts. Man sieht sie sich krümmen, sich strecken und unvollständig rotiren.

Sie dringen in das Darmepithel der Mücke ein und durchsetzen es bis zu dessen Tunica elastico-muscularis, in der sie sich, zur Ruhe kommend, einnisten. Diese Tunica elastico-muscularis bildet um die



Fig. 224. **Anopheles claviger** FABR. Länge (incl. Mundwerkzeuge) 8—11 mm. Nach GRASSI 1900.

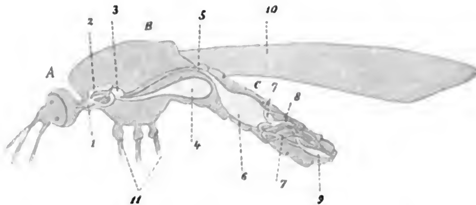


Fig. 225. Schematischer Längsschnitt durch **Anopheles**, um die Lage der Eingeweide zu zeigen. *A* Kopf, *B* Thorax, *C* Abdomen, *1* Oesophagus, *2* Speicheldrüsen, *3* accessorische Saugblase, *4* Hauptsaugblase, *5* Hals (Eingangskanal) des Magens, *6* erweiterter Theil des Magens, *7* MALPIGHI'sche Gefässe, *8* Enddarm, *9* Rectum. *10* Flügel, *11* Beine. Nach GRASSI 1900.

sich abrundenden und nunmehr rasch wachsenden Zygoten eine Cystenhülle, die also in diesem Falle nicht vom Parasiten selbst gebildet wird. An der Darmwand wird der so gebildete Amphiont immer grösser, anfänglich hebt er sich wie ein Buckel oder Knötchen ab. Wenn er dann sehr gross wird, ragt er wie eine deutlich abgeschnürte oder kurz gestielte Beere in die umgebende, vom Fettkörper und vom Ovarium erfüllte Leibeshöhle vor (Fig. 226) nicht selten das Ovarium etwas zur Seite drängend.

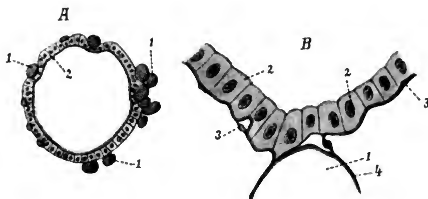


Fig. 226. *A* Querschnitt durch den Darm von **Anopheles. Malariaparasiten,** Zygocyten (Amphionten) auf verschiedenen Stadien der Entwickelung. *B* Schnitt durch einen Theil der Darmwand von **Anopheles,** bei stärkerer Vergrösserung. *1* Parasit (Zygocyte = Amphiont), *2* Darmepithel, *3* Tunica elastico-muscularis des Darmes, sich in die Hülle (*4*) des Parasiten fortsetzend. Nach GRASSI 1900.

9) Die Vermehrung der Amphionten (Fig. 223 T—Z_1).

Die reifen Amphiontenkapseln zeigen eine sehr verschiedene Grösse, die zwischen 30 μ und 70 μ schwankt. Während des Heranwachsens der Amphionten haben schon die seine Vermehrung vorbereitenden Vorgänge in seinem Innern begonnen. Der ursprünglich einzige Kern theilt sich zu oft wiederholten Malen, und zwar amitotisch. Die directe Kerntheilung ist entweder eine Zweitheilung oder eine Drei-, Vier- bis Vieltheilung. Es entstehen so überaus zahlreiche, immer kleiner werdende Kerne, die das Protoplasma des Amphionten bevölkern. Zu einer gewissen Periode zerklüftet sich der Zellleib sowohl an der Oberfläche wie in der Tiefe derart, dass sich um jeden Kern ein Hof von Protoplasma sondert. Doch ist diese Sonderung eine unvollständige, und es bleiben vielfach zwischen den einzelnen Portionen Verbindungsbrücken bestehen. Die Protoplasmaportionen entsprechen offenbar den Sporen erster Generation der Coccidienamphionten. Während aber diese letzteren Sporen sich vollständig individualisiren und durch Ausscheidung von Cystenhüllen zu Cystosporen werden, unterbleibt die Cystenbildung an den unvollständig abgegrenzten Sporen der ersten Generation der Hämosporidien-Amphionten vollständig.

In jeder unvollständig gesonderten Gymnospore der ersten Generation theilt sich der Kern durch directe Zweitheilung oder Vieltheilung. Die so gebildeten winzig kleinen Kerne finden sich bald an der Oberfläche der die Gymnosporen darstellenden Plasmaportionen, von denen eine das Pigment enthält, das sich von den Makrogameten her erhalten hat. Wenn die definitive Zahl der Kerne gebildet ist, grenzt sich an der Oberfläche einer jeden Plasmaportion um jeden Kern ein winziges Häufchen hel-

leren Plasmas ab. Diese Häufchen isoliren sich als Gymnosporen der zweiten Generation von der centralen, als Restkörper zurückbleibenden Plasmamasse. Die Gymnosporen strecken sich in die Länge und werden schliesslich lang-fadenförmig. In jeder sich verlängernden Gymnospore findet sich der anfänglich rundliche Kern in der Mitte der Länge. Auch er streckt sich sodann in die Länge.

Diese fadenförmigen Gymnosporen sind in der Amphiontenkapsel in eigenthümlicher Weise, die am besten durch die Figur erläutert wird, zu gestreckten und gewundenen Paketen angeordnet, die fast mäandrisch verschlungen erscheinen können. Dazwischen finden sich die protoplasmatischen Restmassen, von denen eine das Pigment enthält.

Die fadenförmigen Gymnosporen der zweiten Generation erreichen eine Länge von 14 μ, bei einer Dicke von ca. 1 μ. Ihr Plasma ist dicht, lichtbrechend, homogen. Sämmtliche Fadensporen entwickeln sich gleichzeitig und reifen gleichzeitig. Nach GRASSI's Berechnungen kann ein Amphiont bis gegen 10000 Fadensporen liefern. In gewissen Fällen kann sich die Zahl aber auch bis auf wenige Hunderte reduciren.

10) Das Schicksal der Fadensporen der Amphionten. Ihr Eindringen in die Speicheldrüsen von Anopheles (Fig. 228).

Wenn der Amphiont reif ist, so öffnet sich seine Kapsel, und es treten mit den Restmassen die zahlreichen fadenförmigen Gymnosporen aus der Kapsel in die Leibeshöhle der Mücke aus, in welcher die Blutflüssigkeit circulirt. Das Platzen der Kapsel wird wahrscheinlich durch Quellen der Restmassen bewirkt.

Fig. 227.

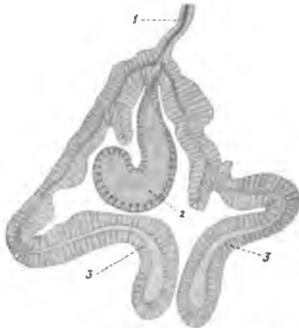


Fig. 228.

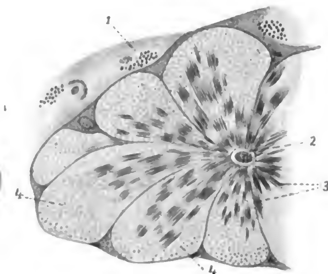


Fig. 227. **Eine der beiden Speicheldrüsen von Anopheles.** *1* Ausführungsgang, *2* mittlerer Drüsenschlauch, *3* paarige Drüsenschläuche. Nach GRASSI 1900.

Fig. 228. **Theil eines Schnittes durch den dorsalen Drüsenschlauch einer Speicheldrüse von Anopheles,** welcher fadenförmige Gymnosporen enthält. *1* Fettkörper, *2* innere Cuticula des Drüsenganges, *3* Fadensporen, *4* Drüsensecret in den Drüsenzellen. Es findet sich auch Secret mit Fadensporen im centralen Lumen. Nach GRASSI 1900.

Die Fadensporen zeigen schlängelnde Bewegungen; sie vermögen sich auch S-förmig oder ringförmig zu krümmen. Wahrscheinlich vermögen sie sich auch activ fortzubewegen, doch wurde dies nicht sicher beobachtet. Sie breiten sich mit dem circulirenden Blute überall in der Leibeshöhle der Stechmücke aus. Schliesslich sammeln sich alle um ihre Speicheldrüsen (Fig. 227) an und dringen in dieselben ein. In den Speicheldrüsen trifft man die Fadensporen sowohl in dem noch in den Drüsenzellen enthaltenen als auch schon in dem in den Hohlraum der Drüsengänge entleerten Secrete an (Fig. 228).

Das Eindringen der Fadensporen in das Secret der Speicheldrüsen ist wahrscheinlich auf eine chemotaktische Wirkung desselben zurückzuführen.

11) Uebertragung der Fadensporen auf den Menschen.

Wenn ein infizirter Anopheles einen Menschen sticht, so gelangen die Fadensporen mit dem Secret der Speicheldrüsen in das Blut des Menschen. Hier dringen sie jedenfalls in die rothen Blutkörperchen ein und werden zu den kleinen amöboiden Blutzellenparasiten (erste Generation der Mononten), von denen wir bei der Darstellung ausgegangen sind. Der Entwickelungscyclus der Krankheitserreger der Malaria ist damit geschlossen. Immerhin muss bemerkt werden, dass das Eindringen der Fadensporen in die Blutkörperchen und ihre Umwandlung zu jungen Mononten nicht direct beobachtet wurde.

Die Malariainfection gesunder Menschen durch den Stich inficirter Anopheles ist experimentell bewiesen und ebenso die Infection gesunder Anopheles durch das Saugen des Blutes malariakranker Menschen.

Die Malariaparasiten des Menschen entwickeln sich nur im Körper von Arten der Stechmückengattung Anopheles, nicht aber im Körper der Culexarten, welche ihrerseits die Zwischenträger der Malariaparasiten der Vögel sind.

Grassi vermuthet, dass ausser dem geschilderten Zeugungskreis der Malariaparasiten (Wechsel einer [eigentlich doppelten] Amphiontengeneration mit mehreren Monontengenerationen) noch andere secundäre Zeugungskreise, und zwar im Menschen, vorkommen, die den Anfang der Incubationsperiode und bestimmte Formen der Malariaerkrankung (Recidive mit langen Intervallen) erklären würden. Er vermuthet, dass sich die Fadensporen im Blute des Menschen durch Theilung oder Knospung oder Conitomie vermehren, bevor sie in die Blutkörperchen eindringen. (Erste Zeit der Incubation.) Ferner vermuthet er, dass sich die Oogonien und Antheridien als solche vermehren können, vielleicht durch Theilung oder Knospung (Recidive nach langen Intervallen).

Die Malariaparasiten finden sich nur im Körper der (geflügelten) Imagines der Stechmücken, niemals in den Eiern, Larven oder Puppen.

Die Malariaparasiten Plasmodium vivax und Laverania malariae vollenden ihren Zeugungskreis im Körper der Anopheles bei einer constanten Temperatur von 28 bis 30° C. in ca. 8 Tagen. Bei niederer Temperatur dauert die Entwickelung länger. Bei einer Temperatur unter

17° liefern die Antheridien im Blute von Anopheles niemals Mikrogameten, während schon bei einer Temperatur von 18 bis 20° zahlreiche Antheridien in Mikrogameten zerfallen. Diese Thatsachen werfen Licht auf die bekannte Verbreitung der Malaria. Die Krankheitserreger der Quartana entwickeln sich bei einer Temperatur von 30° im Körper von Anopheles nicht mehr, wohl aber noch bei einer Temperatur von 16,5°.

IV. Myxosporidia.

Die Fortpflanzungsverhältnisse der Myxosporidien (GURLEY 1894, THÉLOHAN 1895, DOFLEIN 1898), deren Zellleib mehrere bis viele Kerne eingelagert enthält, weichen sehr stark von denen der bisher behandelten Sporozoen ab, so sehr, dass man neuerdings die Myxosporidien (zusammen mit den noch ungenügend erforschten Sarkosporidien) als Neosporidien den übrigen Sporozoen (Gregariniden, Coccidiiden und Hämosporidien) gegenüberstellt, die zu der Unterklasse der Telosporidia vereinigt werden. Der Körper der Myxosporidien giebt bei der Sporenbildung seine selbständige Existenz nicht auf, sondern er vegetirt und wächst weiter. Wir wählen als Typus die Myxoboliden (Fig. 230 u. 231).

Es sind dies Fischparasiten, welche in Form von Cysten, die bei gewissen Arten im völlig herangewachsenen Zustand eine ansehnliche Grösse erreichen, in den verschiedensten Geweben ihrer Wirthe schmarotzen.

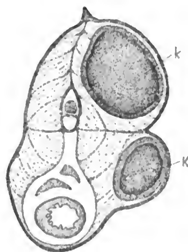


Fig. 229. Querschnitt durch einen Stichling, **Gasterosteus aculeatus**. In der Musculatur sind zwei Cysten (*k*) von **Glugea microspora** getroffen. (Glugea ist eine mit Myxobolus ziemlich nahe verwandte Gattung.) Nach THÉLOHAN 1894 (1895) aus v. WASIELEWSKI 1896.

Um je einen Kern bilden sich, oft schon in frühen Wachsthumsstadien des Myxosporidiums, gegen das übrige Entoplasma deutlich abgegrenzte Kugeln, die „Pansporoblasten" oder Sporoblasten der ersten Generation. Jeder solche Pansporoblast erzeugt 2 Sporen (Disporeen).

(Bei anderen Myxosporidien werden 4 und mehr Sporen in je einem Pansporoblasten erzeugt [Polysporeen]).

Der Vorgang verläuft folgendermaassen. Der erste Kern des Pansporoblasten theilt sich in 2 Tochterkerne, diese theilen sich wieder, bis 8 oder 10 Kerne innerhalb der Kugel vorhanden sind. Von diesen werden 2 als Restkerne eliminirt. Dann theilt sich der Pansporoblast in 2 Kugeln, die eigentlichen Sporoblasten (oder Sporoblasten 2. Ordnung). Jeder Sporoblast 2. Ordnung erhält 3 Kerne zugetheilt, von denen der eine (der Amöboidkeimkern) sich wieder theilt. Die beiden anderen sollen Polkapselkerne heissen.

In jedem Sporoblasten (2. Ordnung) theilt sich auch das Protoplasma wiederum und zwar in 3 Portionen, eine Portion, welche jenen schon getheilten oder sich bald theilenden Kern, den Amöboidkeimkern enthält, das ist der Amöboidkeim selbst, und zwei andere Portionen mit je einem

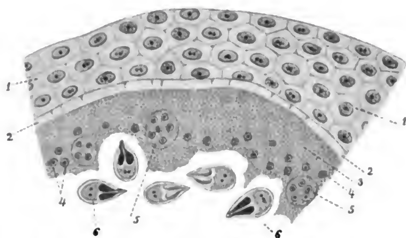


Fig. 230. **Myxosoma dujardini** THÉL. Der Parasit schmarotzt in den Kiemen der Fische **Scardinius erythrophthalmus** und **Leuciscus rutilus**, wo er an den Kiemenblättchen weisse, schmale, oft verästelte und unregelmässige Tumoren bildet, die bis zu 1 mm und 1,5 mm lang werden. Die Figur zeigt bei sehr starker Vergrösserung ein Stück der äussersten peripheren Zone der Cyste, die unmittelbar an die Kiemenepidermis anstösst. *1* Kiemenepidermis, *2* äussere homogene und hyaline (ektoplasmatische) Schicht des Cytoplasmas des Parasiten, *3* innere körnige Protoplasmamasse, *4* Kerne, *5* Pansporoblasten, *6* Sporen. Nach THÉLOHAN 1894.

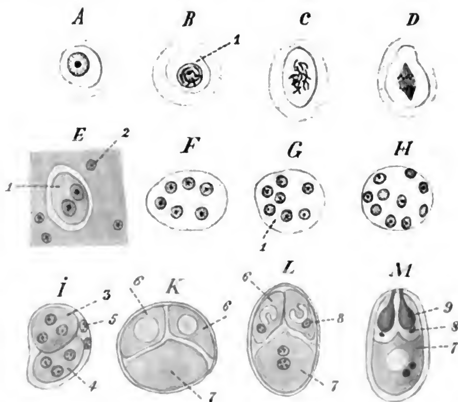


Fig. 231. Aufeinander folgende Stadien der **Sporenentwickelung von Myxosporidien.** *E* und *K* beziehen sich auf **Myxobolus pfeifferi** THÉL.; die übrigen Einzelbilder auf **Myxobolus ellipsoides** THÉL. *A* Im vielkernigen Protoplasma des Mutterthieres (M. ellipsoides schmarotzt im Bindegewebe von **Tinca vulgaris**) sondert sich eine kleine Portion Protoplasma ab, die einen Kern umschliesst und sich mit einer dünnen Membran umgiebt. Eine solche Portion heisst Pansporoblast. *B* Die Chromatinsubstanz des Pansporoblastenkernes ordnet sich zu Fäden an. *C* Die Kernmembran ist verschwunden, die chromatische Kernsubstanz im Knäuelstadium. *D* Mitose des Kernes.

E Kerntheilung vollendet, Pansporoblast isolirt, in der Nachbarschaft Kerne (*2*) des umgebenden Protoplasmas. *F*, *G*, *H* Fortschreitende Kernvermehrung, sechs, sieben, zehn Kerne. *I* Der Pansporoblast hat sich in zwei Kugeln getheilt, die eigentlichen Sporoblasten. Jeder Sporoblast erhält 3 Kerne, zwei Kerne werden ausgestossen (*5*). *K* Ein einzelner Sporoblast. Das Protoplasma des Sporoblasten hat sich in 3 Theile getheilt, zwei davon (*6*) werden die Polkapseln, der dritte (*7*) die Spore (Amöboidkeim) liefern. *L* Fortgeschritteneres Stadium der Sporenbildung; das Sporenprotoplasma (der Amöboidkeim) enthält 2 Kerne. *M* Ausgebildete Spore mit den 2 Polkapseln (*9*) und den dazu gehörigen Kernen (*8*). *1* Pansporoblast (Sporoblast der ersten Generation), *2* Kerne im umgebenden Protoplasma des Mutterthieres, *3*, *4* die beiden durch Theilung des Pansporoblasten entstandenen Sporoblasten (der zweiten Generation), *5* ausgestossene Kerne innerhalb der Pansporoblastenhülle, *6* Bildungszellen der Polkapseln, *7* Spore, Amöboidkeim, *8* Kerne der Bildungszellen der Polkapseln, *9* Polkapseln. *K*, *L*, *M* Vergr. $^{1500}/_{1}$. Länge der Spore 12—14 μ, Breite 9—11 μ. Nach THÉLOHAN 1894/95.

Polkapselkern, aus welchen die sogenannten P o l k a p s e l n werden. Es sind diese Polkapseln eigenthümliche Gebilde, die der Spore gewöhnlich an einem Pole aufsitzen und ganz das Aussehen von Nesselkapseln haben (vergl. auch Fig. 48). Sie enthalten in ihrem Innern einen spiralig aufgerollten Faden, welcher unter dem Einflusse gewisser äusserer Agentien ausgeschleudert wird. So werden sie beispielsweise ausgeschleudert, wenn die Sporen in den Darm neuer Wirthe gelangen und der Wirkung der Verdauungssäfte derselben ausgesetzt werden. Die Polkapseln dürften als Fixationsapparate aufgefasst werden können, welche die Spore an der Darmwand des Wirthes befestigen (damit sie nicht mit den Excrementen aus dem Darm entleert wird), während inzwischen der Amöboidkeim aus der sich öffnenden zweiklappigen Sporenschale auskriechen und die Neuinfection bewirken kann.

In gewissen Fällen (z B. C e r a t o m y x a, Fig. 232) wird in einem Myxosporidium nur e i n e i n z i g e r P a n s p o r o b l a s t erzeugt. Von diesem werden 2 Restkerne ausgestossen, und diese sind die einzigen, die sich im Plasma des Myxosporidiums finden. Sie degeneriren bald, und mit ihnen geht der mütterliche Körper nach der Sporenbildung zu Grunde. Der einzige Sporoblast erzeugt 2 Sporen, eine jede mit 2 Polkapseln und dem Amöboidkeim.

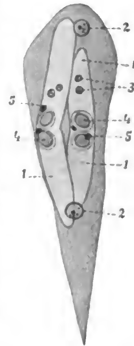


Fig. 232. **Ceratomyxa inaequalis** DOFL. Länge 20 bis 40 μ. Aus der Gallenblase des Fisches **Crenilabrus**. Eine dispore Myxosporidienform. *1* Die beiden Sporen, *2* die beiden Restkerne (Reductionskerne), *3* die Sporenkerne (Kerne der zukünftigen Amöboidkeime), *4* Polkapseln, *5* Kerne der Bildungszellen der Polkapseln. Nach DOFLEIN 1898.

Die Vermehrung der meisten Myxosporidien, bei welcher sich der vielkernige Plasmaleib des Mutterthieres lange Zeit forterhält, ist eine derartige, dass für sie noch am besten die Bezeichnung e n d o g e n e S p o r e n b i l d u n g passen würde.

D. Die Fortpflanzungsverhältnisse der Volvociden.

Obschon die Volvociden zu den pflanzlichen Flagellaten (mit holophytischer Ernährungsweise) gehören, so sind doch die Verhältnisse ihrer Coloniebildung und Fortpflanzung von so hervorragender Be-

deutung auch für die Auffassung des Metazoenkörpers, seiner Entwickelung und Fortpflanzung, dass sie hier besprochen werden sollen.

Das Endglied der Volvocidenreihe: Volvox würden wir in der That, wenn wir es nämlich zu den Thieren rechnen dürften, als eine Zwischenform zwischen Protozoen und Metazoen betrachten müssen.

Wir wählen die sechs Gattungen Gonium, Pandorina, Stephanosphaera, Eudorina, Volvox und Pleodorina, bei welchen sich die Verhältnisse progressiv compliciren.

Die Volvociden sind freischwimmende Flagellatencolonien. Die einzelnen Individuen sind in eine gemeinsam von ihnen ausgeschiedene Gallerte eingebettet und mit 2 Flagellen ausgerüstet, die über die Oberfläche der Gallerthülle in das umgebende Wasser vorragen und zur Locomotion der Colonie dienen. Jedes Individuum enthält 1) einen Kern, 2) ein Stigma, 3) zwei contractile Vacuolen und 4) einen Chlorophyllkörper (Chromatophor), der ein oder 2 Pyrenoide (Bildungskörperchen, Vorstufen von Stärke) umschliesst. Jedes Pyrenoid ist innerhalb des Chromatophors noch von einer besonderen Stärkehülle umgeben.

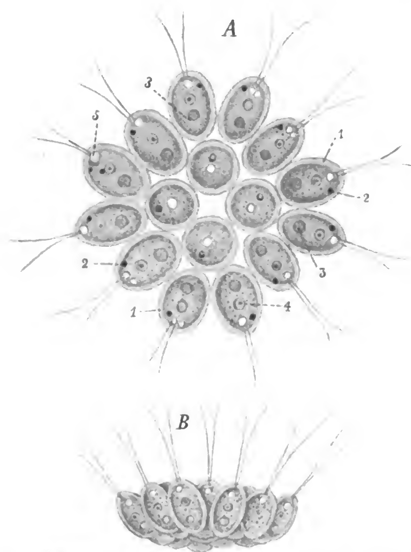


Fig. 233. **Gonium pectorale** EHRBG. Täfelchenförmige Colonie von 16 Individuen. Seitenlänge der Colonie 60—70 μ. *A* Von der Fläche, *B* im Profil (von der schmalen Seite). *1* Hülle der Einzelthiere, *2* Stigma, *3* Stärkekorn, *4* Kern, *5* contractile Vacuole. Nach STEIN 1878.

a) G o n i u m p e c t o r a l e O. F. M. (MIGULA 1890). Die Colonie (Fig. 233 u. 234) hat die Gestalt eines Täfelchens und besteht aus 8—16 in einer Ebene angeordneten Individuen, die innerhalb der gemeinsamen Gallerthülle noch ihre besondere Gallerthülle haben. Die Geisseln treten alle auf der einen Fläche des Täfelchens hervor. Die Fortpflanzung geschieht in der Weise, dass sich alle Individuen gleichzeitig zu theilen beginnen, bis aus einem jeden durch fortgesetzte Theilung eine neue tafelförmige Tochtercolonie entstanden ist. Die Einzelhülle eines Individuums wird zu der gemeinsamen Hülle der aus ihm hervorgehenden Tochtercolonie. Dann schwärmen die Tochtercolonien aus der gemeinsamen Gallerthülle der Muttercolonie aus.

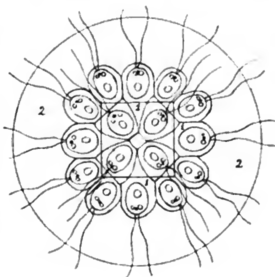


Fig. 234. **Gonium pectorale** EHRBG. Umrisszeichnung. *1* Hüllen der Einzelindividuen, *2* gemeinsame, schleimige, wasserklare Colonialhülle, deren Lichtbrechungsvermögen mit dem des Wassers übereinstimmt. Nach MIGULA 1890.

Auch Dauercysten werden unter gewissen äusseren Umständen gebildet. Die Individuen einer Colonie scheiden unter Auflösung und Zerfall dieser letzteren eine Cystenhülle aus Cellulose ab. Gelangen solche Cysten wieder in günstige Verhältnisse, so theilt sich ihr Inhalt in vier Flagellosporen, welche, mit je 2 Flagellen sich ausrüstend, die berstende Cystenhülle verlassen und sich durch successive Theilung und Hüllenbildung wieder zu tafelförmigen Goniumcolonien entwickeln.

b) P a n d o r i n a m o r u m EHRBG. (PRINGSHEIM 1869) bildet kugelige Colonien von 16—32 Individuen, die im Centrum der gemeinsamen Gallerthülle zusammenstossen und ihre Geisseln in radiärer Richtung hervortreten lassen.

Die Form (Fig. 235) pflanzt sich wie Gonium dadurch fort, dass alle Individuen durch fortgesetzte Theilung zu Tochtercolonien werden, die sich innerhalb der aufquellenden Gallerthülle der Muttercolonie mit ihren eigenen Hüllen umgeben und schliesslich davonschwärmen.

Gelegentlich, nachdem sich Pandorina längere Zeit in dieser Weise fortgepflanzt hat, tritt eine Generation von Colonien auf, die als g a m e t o g e n e (g e s c h l e c h t l i c h e) bezeichnet werden können. Die Individuen dieser Geschlechtscolonien theilen sich ebenfalls, aber meist nur in 8 Zellen, die zu ebenso vielen G a m e t e n werden. Es entstehen also 16 oder 32, je nachdem, Gametenhaufen in der Muttercolonie. Sowohl diese letztere als die Gametenhaufen lösen sich auf, die einzelnen Gameten werden frei und schwimmen davon. Nun erfolgt die C o p u l a t i o n von je 2 Gameten, die mit ihren Vorderenden verschmelzen (Fig. 235 *B*). Das Verschmelzungsproduct, die Z y g o t e, besitzt anfänglich 4 Geisseln; bald aber encystirt sie sich und verliert die Geisseln. Erst nach einer Ruheperiode (nach erfolgter Austrocknung) tritt die Zygote bei Eintritt günstiger Verhältnisse wieder aus der Cystenhülle hervor und theilt sich successive in 16 oder 32 Zellen, die eine gemeinsame Gallerthülle ausscheiden, Geisseln entwickeln etc., kurz, wieder eine junge Pandorinacolonie darstellen.

Es kommt also bei Pandorina neben der gewöhnlichen Fortpflanzung, die man als parthenogenetische bezeichnen kann, noch eine geschlechtliche Fortpflanzung vor. Die in den geschlechtlichen Colonien entstehenden Gameten, die zur Copulation bestimmt sind, zeichnen sich aber bei Pandorina noch nicht durch nennenswerthe Grössenunterschiede aus.

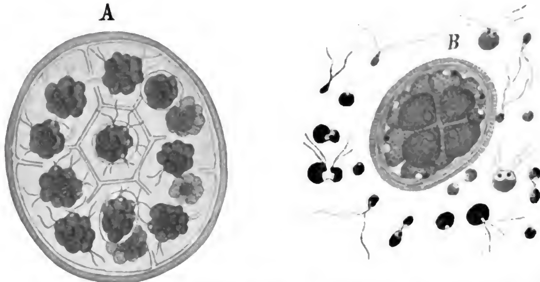


Fig. 235. **Pandorina morum** EHRBG. *A* Eine Colonie, deren Individuen sich durch successive Theilung zu Flagellosporen entwickeln, die als Gameten zur Copulation (vielfach noch im Innern der Colonie) bestimmt sind. *B* Ein Haufen von durch successive Theilung eines Colonialindividuums entstandenen Gameten, umgeben von aus anderen Haufen frei gewordenen Gameten von z. Th. etwas verschiedener Grösse. Manche von ihnen in Copulation. Vergr. $^{480}/_{1}$. Nach PRINGSHEIM 1869 (1870).

c) In allen wesentlichen Punkten übereinstimmend verläuft die Fortpflanzung bei Stephanosphaera pluvialis (COHN 1852, COHN und WICHURA 1857, HIERONYMUS 1887), einer sehr schönen Volvocidenform (Fig. 236).

Die Colonie besteht aus 8 innerhalb der Colonialhülle zu einem äquatorialen Kranze angeordneten Individuen, deren Zellleib mit der Colonialhülle durch verästelte Fortsätze verbunden ist.

Bei der parthenogenetischen Fortpflanzung ziehen die Zellindividuen ihre Fortsätze ein, nehmen spitzkugelige, eiförmige oder auch spindelförmige Gestalt an, verlieren die Flagellen und theilen sich successive innerhalb der Colonialhülle in 2, 4 und 8 Abkömmlinge. Letztere ordnen sich wieder zu einem Kranze an. Wenn der Vorgang bei allen Zellindividuen derart, sozusagen schematisch, verläuft, so werden innerhalb der Colonialhülle 8 Kränze von je 8 Zellen gebildet, die ebenso viele junge Tochtercolonien darstellen. Doch kommen Unregelmässigkeiten und Abweichungen von diesem schematischen Verhalten häufig vor.

Zu gewissen Zeiten treten geschlechtliche (gametogene) Generationen von Stephanosphaera auf. Die 8 Zellindividuen einer gametogenen Colonie theilen sich mehr als dreimal hintereinander, so dass 16 oder mehr, bis 32, Sporen entstehen, welche Spindelgestalt annehmen und sich noch innerhalb der Colonialhülle mit je 2 Geisseln ausrüsten (Flagellosporen). Diese Flagellosporen sind als Isogameten zur Copulation bestimmt. Sie lösen sich von ihren Sporenhaufen los und es ent-

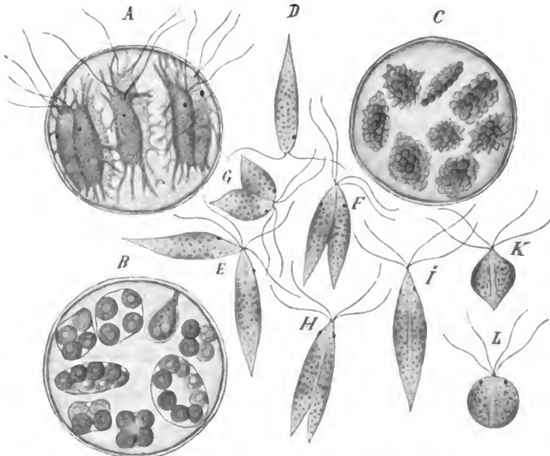


Fig. 236. **Stephanosphaera pluvialis** COHN. *A* Eine kräftig entwickelte Colonie von 8 Individuen in Aequatorialansicht. Durchmesser der Colonie bis 60 μ. Die Individuen mit zahlreichen Haftfäden. *B* Eine Colonie, deren Individuen durch Theilung innerhalb der Muttercolonie Tochtercolonien bilden. *C* Eine Colonie, deren ursprünglich 8 Individuen durch fortgesetzte Theilung Flagellosporen bilden, die als Gameten zur Copulation bestimmt sind. *D* bis *L* Gameten. *D* Uncopulirter Gamet. *E, F, G, H, I, K, L* Gameten in verschiedenen Stadien der Copulation. Dieselbe kann sich aber im Innern der Gallerte der Muttercolonie vollziehen. Die Gameten (*D* bis *L*) sind bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet. Nach G. HIERONYMUS 1887.

steht bald innerhalb der Colonialhülle ein Gewimmel und Getümmel von Geisselgameten. Die Copulation von je 2 Isogameten erfolgt entweder schon im Inneren der Colonialhülle oder im freien Wasser, letzteres nachdem die Isogameten unter Platzen und Verflüssigung der Colonialhülle ausgeschwärmt sind.

Im ersteren Falle wurde constatirt, dass die einem und demselben Sporenhaufen entstammenden Gameten, die von einem und demselben Individuum der Stephanosphaeracolonie abstammen, nicht copuliren, sondern nur 2 Gameten, die von verschiedenen Individuen der Colonie abstammen. Im letzteren Falle wird die Copulation wohl in der Regel zwischen zwei Gameten erfolgen, die von verschiedenen Colonien herrühren.

Bei der Copulation verwickeln sich 2 Isogameten mit ihren Flagellen, verkleben miteinander an ihrem hyalinen, spitzen, ungefärbten Vorderende, legen sich sodann mit ihrer Bauchseite (wenn man die Seite, wo das Stigma liegt, als Rückenseite bezeichnet) aneinander und verschmelzen allmählich vollständig miteinander. Die so gebildete, anfänglich noch spindelförmige Zygote, die noch einige Zeit an ihren 4 Geisseln zu erkennen ist, rundet sich ab, verliert sodann die Geisseln, umgiebt sich mit einer

Cystenmembran und es beginnt für die Cystozygote eine Ruheperiode. Die Cystozygote ist resistent gegen äussere Einflüsse. Sie kann z. B. eingetrocknet überwintern und im Frühjahr in sich bildenden Regenpfützen frei werden, um wieder eine erste, sich parthenogonetisch fortpflanzende Stephanosphaeracolonie zu gründen. Sämmtliche Gameten, die nicht copuliren, gehen zu Grunde.

d) Eudorina elegans Ehrb. (Goroschankin 1875). Die kugelige Colonie besteht fast immer aus 32 Individuen, die aber nicht in der Mitte zusammenstossen, sondern, in ziemlich ansehnlichen Abständen, der gemeinsamen Gallerthülle peripher eingelagert sind. Gewöhnliche (parthenogenetische) Fortpflanzung ähnlich wie bei Pandorina.

Daneben kommt ebenfalls die geschlechtliche Fortpflanzung vor, die sich von der bei Pandorina in einem wichtigen Punkte unterscheidet. Man kann nämlich 2 Arten von geschlechtlichen oder gametogenen Colonien unterscheiden, die man als männliche und weibliche bezeichnet (mikrogametogene und makrogametogene Colonien).

Die weiblichen Colonien gleichen den gewöhnlichen, nur sind ihre Individuen, die Oogonien, welche später zu ebenso vielen weiblichen Gameten oder Makrogameten werden, etwas grösser.

Auch die männlichen Colonien sehen aus wie die gewöhnlichen, doch ist ihr Schicksal ein anderes. Ihre Individuen, die Antheridien theilen sich, wie wenn sie sich zu Tochtercolonien entwickeln wollten, wiederholt, bis 16, 32 oder gar 64 Zellen aus ihnen entstanden sind, die, ähnlich wie bei Gonium, zu einer Platte mit gemeinsamer Gallerthülle und nach einer Seite gerichteten Geisseln angeordnet sind. Diese Platten sind aber nicht junge Tochtercolonien. Wohl lösen sie sich aus der Gallerthülle der Muttercolonie los und schwimmen umher. Wenn sie aber dabei auf eine weibliche Colonie stossen, deren Gallerthülle verschleimte, so bleiben sie an dieser hängen und lösen sich in die einzelnen Zellen auf, die wir jetzt als männliche Gameten oder Mikrogameten erkennen. Die Mikrogameten dringen in die Schleimhülle der weiblichen Colonie ein, und es kommt zur Copulation, indem ein Makrogamet mit einem viel kleineren Mikrogameten verschmilzt. Die so entstandenen Zygoten encystiren sich und entwickeln sich dann später jedenfalls wieder zu gewöhnlichen „parthenogenetischen" Eudorinacolonien.

e) Volvox (Klein 1889, 1890, Overton 1889). Typus: Volvox globator Ehrbg. (Fig. 237—239). Die Colonie ist ellipsoidisch bis kuglig und erreicht im erwachsenen Zustande einen Durchmesser von 0,6—0,8 mm. Die Individuenzahl ist eine ausserordentlich grosse und beträgt durchschnittlich etwa 10000. Sämmtliche Individuen bilden eine einschichtige Lage an der Oberfläche. Der Plasmaleib eines jeden Individuums ist von einer dicken Gallerthülle umgeben. Die dicht gedrängten Gallerthüllen der Individuen platten sich gegenseitig ab, und bei Behandlung mit geeigneten Reagentien lassen sich die sechseckigen Grenzen der einzelnen Hüllen nachweisen. Diese ganze Schicht ist aussen noch von einem gemeinsamen, membranartigen Gallertmantel überzogen, und der Binnenraum der Colonie ist mit flüssigerer Gallerte erfüllt. Die Plasmaleiber der einzelnen benachbarten Individuen stehen miteinander durch plasmatische Verbindungsfäden in Zusammenhang.

Bei der Bewegung rotirt die Colonie um die Hauptaxe und es geht immer der eine Pol, der vordere, voran. Die Stigmata finden sich bei allen Individuen an ihrer dem vorderen Pole zugekehrten Seite.

Die Fortpflanzung ist entweder eine parthenogenetische oder eine geschlechtliche. Von fundamentaler Bedeutung ist dabei die Thatsache, daß nicht alle Individuen der Colonie die Fähigkeit haben, die Art fortzupflanzen. Die grosse Mehrzahl der Zellen besitzen diese Fähigkeit nicht, sie gehen nach der Fortpflanzung der Colonie zu Grunde, sie sterben. Wir wollen diese unfruchtbaren Individuen, denen die Hauptaufgabe zufällt, die fruchtbaren ernähren zu helfen, als somatische Zellindividuen der Volvoxcolonie bezeichnen. Die fruchtbaren Individuen, welche die Art fortzupflanzen vermögen, d. h. aus denen wieder neue Colonien hervorgehen, sind in viel geringerer Zahl vorhanden. Sie vermögen zwar, da sie auch chlorophyllhaltig sind, ebenfalls selbst zu assimiliren, nebenbei aber erhalten sie noch Nahrung von den somatischen Individuen, mit denen sie durch protoplasmatische Ausläufer verbunden sind.

Die fruchtbaren Fortpflanzungsindividuen zeichnen sich von Anfang an durch besondere Grösse aus. Sie sind nicht regellos zwischen die somatischen Individuen zerstreut, sondern finden sich nur in der hinteren Hälfte der Colonie.

1) Parthenogenetische Fortpflanzung (Fig. 237). Die Fortpflanzungsindividuen der ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Colonien heissen Parthenogonidien. Es sind ihrer nur 20—35 in einer Colonie vorhanden, und von diesen entwickeln sich selbst wieder gewöhnlich nur 8. Sie verhalten sich genau wie alle Individuen der parthenogenetisch sich fortpflanzenden Pandorina- und Eudorinacolonien. Sie theilen sich fortgesetzt, wobei sie stark wachsen und immer weiter in die centrale Gallerte vorragen. Durch fortgesetzte Theilung werden sie zu Tochtercolonien, die noch innerhalb der Muttercolonie eine Grösse von ca. 0,2 mm erreichen. Dann treten sie durch einen Riss aus der Muttercolonie aus (wobei nur sie allein, nicht die Muttercolonie, activ betheiligt sind) und schwimmen als junge Volvoxcolonien davon.

2) Geschlechtliche Fortpflanzung (Fig. 238 u. 239). Die geschlechtlichen (gametogenen) Colonien von Volvox globator sind hermaphroditisch (monöcisch). Dabei entwickeln sich die männlichen Fortpflanzungsindividuen früher als die weiblichen (Proterandrie). Die Individuen der Volvoxcolonie, aus welchen durch fortgesetzte Theilung noch innerhalb der Colonie Haufen von Mikrogameten hervorgehen (diese Individuen können als Antheridien bezeichnet werden), haben ungefähr die Größe der Parthenogonidien. Es gelangen von ihnen gewöhnlich ca. 5 zur Entwickelung. Die aus ihnen entstehenden Mikrogametenhaufen sind bald tafelförmig, bald hohlkuglig und bestehen aus sehr vielen 5—6 μ langen Mikrogameten (selten unter 100, oft sehr viel mehr). Die Auflösung der Haufen in die einzelnen Mikrogameten geschieht entweder schon in der Muttercolonie, oder erst, nachdem die Haufen ausgeschwärmt sind. Die Mikrogameten (Fig. 239 *D, E*) haben einen schnabelförmigen Fortsatz, 2 Geisseln, ein gelblich-grünes Chromatophor, ein Stigma und 2 contractile Vacuolen.

In einer geschlechtlichen Colonie von Volvox globator giebt es etwa 30 weibliche geissellose Individuen (Oogonien), deren Zellenleiber sich direct, ohne Theilung, zu Makrogameten entwickeln. Wenn diese reif sind, so haben sie eine Durchschnittsgröße von 45—50 μ. Nach erfolgter Copulation mit einem Mikrogameten der eigenen oder einer fremden Colonie (Selbstbefruchtung oder Fremdbefruchtung) und nach dem Absterben der Muttercolonie entwickelt sich jede Zygote, die sich

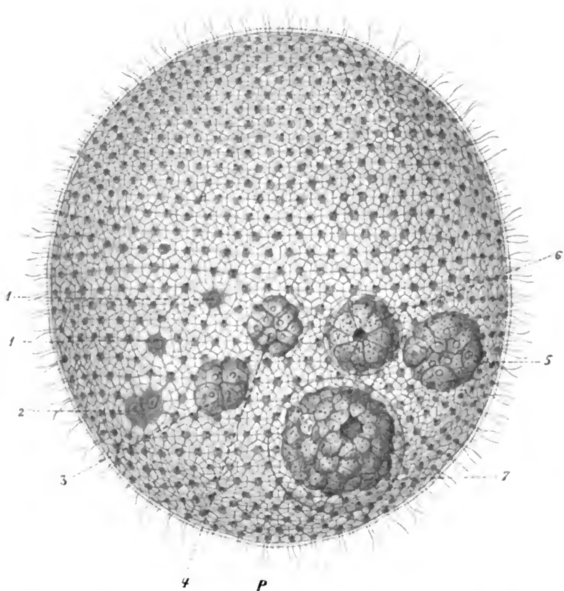


Fig. 237. **Volvox globator** Ehrbg. Durchmesser der Colonie 500—890 μ. Ungeschlechtliche Colonie, etwas schematisch. *1* bis *7* Parthenogonidien auf verschiedenen Stadien der Entwickelung. In Wirklichkeit kommen so verschiedene Stadien nicht gleichzeitig in einer und derselben Muttercolonie vor. *1* Noch ungetheilte Parthenogonidien, *2* zweigetheiltes Parthenogonidium, *3* Vier-Zellen-Stadium, *4* Acht-Zellen-Stadium, *5*, *6*, *7* weiter entwickelte Stadien. Nach den Angaben von Klein (1889, 1890) und Overton (1889) combinirte Originalfigur.

inzwischen mit einer doppelten Cystenhülle umgeben hat, durch successive Theilungen zu einer Tochtercolonie.

Die Tochtercolonien, die sich aus Zygoten entwickeln, sind wohl immer ungeschlechtlich. Dagegen können mehrere ungeschlechtliche, d. h. parthenogenetisch sich fortpflanzende, Generationen aufeinander folgen.

---

f) Auch bei der Gattung Pleodorina Shaw (californica Shaw 1894, illinoisensis Kofoid 1898) kommen zweierlei Zellindividuen in der Colonie vor, rein somatische (unfruchtbare) Individuen und Fort-

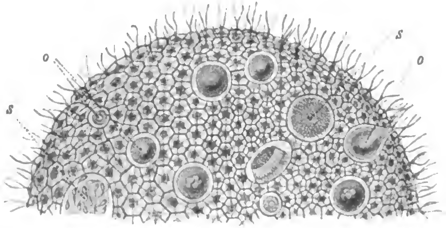


Fig. 238. **Volvox globator** EHRBG. Hinterer Theil einer geschlechtlichen, hermaphroditischen Colonie, nach CIENKOVSKY und BÜTSCHLI combinirt und etwas schematisirt. *S* Männliche Gameten (Spermatozoen), *O* weibliche Gameten (Eier). Durchmesser der Colonie 600—800 μ.

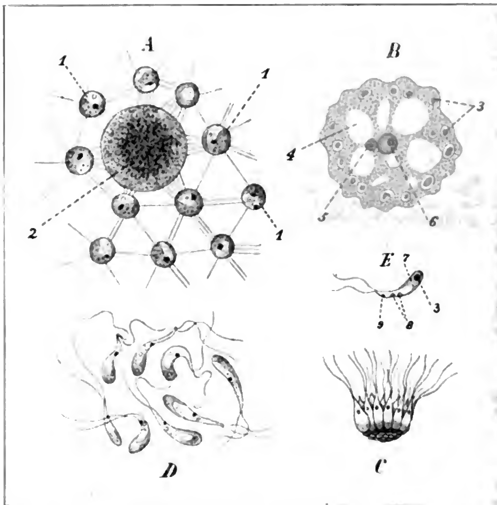


Fig. 239. **Volvox aureus** EHRBG. *A* Junge Eizelle (Oogonium), durch zahlreiche plasmatische Verbindungsfäden mit den benachbarten vegetativen (somatischen) Zellen zusammenhängend. *B* Eizelle nach dem Eintritt des Spermatozoon (Mikrogameten). *C* Ein zweiunddreissigzelliges, ausgebildetes Mikrogametentäfelchen von der Seite. *D* Freie Mikrogameten. *E* Mikrogamet. *A*, *C* Vergr. $^{572}/_{1}$, *B* $^{830}/_{1}$, *D* $^{685}/_{1}$, *E* $^{665}/_{1}$. *1* Somatische Individuen, *2* weibliches Fortpflanzungsindividuum (Oogonium, Ei), *3* Pyrenoid, *4* Vacuolen, *5* männlicher Vorkern, *6* weiblicher Vorkern, *7* Chlorophyll, *8* contractile Vacuolen, *9* Stigma. *A*, *C*, *D* Nach KLEIN 1889, *B*, *E* nach OVERTON 1889. *B* bezieht sich auf V. globator.

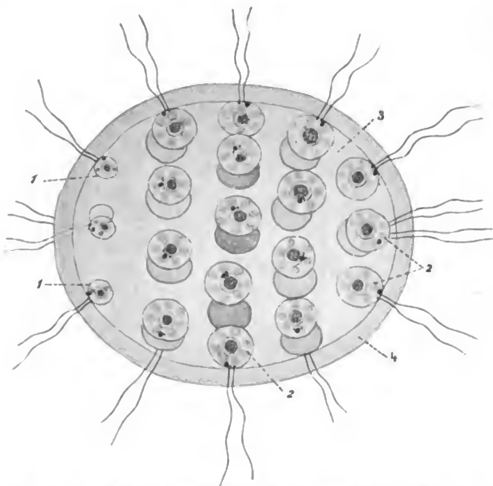


Fig. 240. **Pleodorina illinoisensis** KOFOID. Längsdurchmesser der Colonie 100—200 μ. Seitenansicht. Die Individuen sind in 5 Kreisen angeordnet. In den beiden Polarkreisen je 4 Individuen, in den übrigen je 8, im Ganzen 32 Individuen, nämlich 4 somatische (unfruchtbare) in einem Polarkreis (*1*) und 28 Fortpflanzungsindividuen (*2*), *3* gallertige Grundsubstanz, *4* gemeinsame Gallerthülle, durch welche die Geisseln hervortreten. Nach KOFOID 1898.

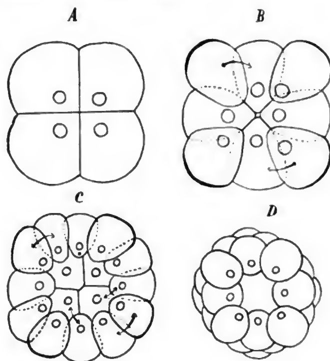


Fig. 241. **Pleodorina illinoisensis** KOF. *A*—*D* VierEntwickelungs-(Furchungs-) Stadien. Polare Ansichten. *A* Vier-Zellen-Stadium, *B* Acht-Zellen-Stadium, *C* Sechzehn-Zellen-Stadium, *D* Zweiunddreissig-Zellen-Stadium. Die Pfeile geben jeweilen zwei Zellen an, die durch Theilung aus einer Mutterzelle entstanden sind. Nach KOFOID 1898.

pflanzungsindividuen. Die ersteren finden sich ausschliesslich im vorderen Theil der kugligen oder ellipsoidischen Colonie und sind bedeutend kleiner als die letzteren. Bei P. californica bilden die unfruchtbaren Individuen ungefähr die Hälfte der 64 oder 128 Zellen enthaltenden Colonie, bei P. illinoisensis (Fig. 240) finden sich nur 4 somatische Individuen bei gewöhnlich im Ganzen 32 Zellindividnen der Colonie. Die Entwickelung der Fortpflanzungsindividuen durch successive Theilung (Fig. 241) zur neuen jungen Colonie erfolgt innerhalb der Muttercolonie. Die geschlechtliche Fortpflanzung ist bei Pleodorina noch nicht beobachtet worden. Contractile Vacuolen fehlen bei dieser Gattung den Zellindividuen.

E. Vergleichung des Zeugungskreises von Coccidium, Volvox und Aphis (Blattlaus). Letztere als Beispiel von Metazoen mit Generationswechsel zwischen parthenogenetisch und zweigeschlechtlich sich fortpflanzenden Generationen.

Coccidium, Darmzellenparasit. Einfaches einzelliges Protozoon, Protozoenindividuum	Volvox, Süsswasserbewohner. Coloniebildendes Phytoflagellat = Protophytencolonie	Blattlaus, Pflanzenschmarotzer, Metazoon (= Zellenstaat) aus der Arthropodenabtheilung der Hexapoda
Die Gesammtheit der von einem Amphionten gebildeten Gymnosporen. (Der Amphiont ist eine herangewachsene Zygote.)	Die Gesammtheit der eine Volvoxcolonie der ersten parthenogenetischen Generation zusammensetzenden Zellindividuen, die durch successive Theilung aus einer Cystozygote hervorgegangen sind.	Sämmtliche den Körper der Blattlaus der ersten parthenogenetisch sich fortpflanzenden Sommergeneration zusammensetzenden Zellen, die durch successive Theilung (Entwickelung) aus einem befruchteten Winterei hervorgegangen sind.
Die Gymnosporen zerstreuen sich.	Die Zellindividuen bleiben durch eine gemeinsame Gallerthülle zu einer Colonie vereinigt.	Die Zellen bleiben eng verbunden und bilden zusammen den Metazoenkörper (Zellenstaat = Körper der Blattlaus).
Alle Gymnosporen sind untereinander gleich.	Es giebt zwei Arten von Zellindividuen, sterile (somatische) Individuen und fruchtbare Individuen (Fortpflanzungsindividuen).	Es giebt zwei Hauptsorten von Zellen, sterile (somatische) Zellen und Fortpflanzungszellen.
	Die somatischen Individuen untereinander gleich.	Die somatischen Individuen in Folge von Arbeitstheilung hochgradig verschieden (Gewebe- und Organbildung).
Alle Gymnosporen können zu vermehrungsfähigen Mononten werden, ohne Intervention eines Geschlechtsactes.	Nur die Fortpflanzungsindividuen (Parthenogonidien) sind zur Vermehrung befähigt, und zwar ohne vorhergehende Karyogamie.	Nur die Fortpflanzungszellen (parthenogenetische Eier) sind zur Vermehrung (Entwickelung) befähigt, und zwar ohne vorhergehende Befruchtung.
Die Vermehrung des Mononten (Monogonie) geschieht durch Zerfalltheilung (Conitomie).	Die Vermehrung der Parthenogonidien geschieht durch fortgesetzte Zweitheilung.	Die Vermehrung der parthenogenetischen Eier geschieht durch fortgesetzte Zweitheilung und heisst Entwickelung.

Coccidium, Darmzellenparasit. Einfaches einzelliges Protozoon, Protozoenindividuum	Volvox, Süsswasserbewohner. Coloniebildendes Phytoflagellat = Protophytencolonie	Blattlaus, Pflanzenschmarotzer, Metazoon (= Zellenstaat) aus der Arthropodenabtheilung der Hexapoda
Die Vermehrung durch Monogonie dient zur Ausbreitung des Parasiten über die Darmwand des Wirthes.	Die parthenogenetische Fortpflanzung dient zur Ausnutzung günstiger Saisonverhältnisse.	Die parthenogenetische Fortpflanzung dient zur ausgiebigen Ausnutzung günstiger Saisonverhältnisse, besonders auch zur Ausbreitung über die Triebe einer und derselben oder benachbarter Pflanzen.
Bei der Vermehrung der Mononten wird eine neue Generation gleichartiger Gymnosporen gebildet, die sich zerstreuen und wiederum zu Mononten werden.	Bei der Vermehrung der Parthenogonidien wird eine neue parthenogenetisch sich fortpflanzende Generation von Colonien gebildet.	Bei der Entwickelung der unbefruchteten Eier wird eine neue Generation von parthenogenetisch sich fortpflanzenden Blattläusen (Zellenstaaten) gebildet.
Die sich durch Monogonie fortpflanzenden Generationen wiederholen sich.	Die sich parthenogenetisch fortpflanzenden Generationen von Volvoxcolonien wiederholen sich.	Die sich parthenogenetisch fortpflanzenden Blattlausgenerationen wiederholen sich.
Es entsteht schliesslich eine gametogene Generation, bestehend aus drei Arten von Mononten:	Es entsteht schliesslich eine gametogene (geschlechtliche) Generation von Volvoxcolonien, welche bestehen aus:	Es entsteht schliesslich eine Blattlausgeneration, deren Individuen bestehen aus:
1) gewöhnlichen Mononten.	1) sterilen Individuen.	1) somatischen Zellen.
2) Oogonien.	2) Oogonien.	2) Oocyten. (Ihre Ansammlung heisst weibliche Gonade, Ovarium, Eierstock.)
3) Antheridien.	3) Antheridien.	3) Spermatocyten. (Ihre Ansammlung heisst männliche Gonade, Testis, Hode.)
	Oogonien und Antheridien in einer und derselben Colonie vereinigt (hermaphroditische Colonie, Volvox globator) oder Oogonien und Antheridien auf verschiedene (weibliche und männliche) Colonien vertheilt. (Diese Trennung der Geschlechter kommt bei Volvox aureus vor.)	Ovarien (Oocytenhaufen) und Hoden (Spermatocytenhaufen) auf verschiedene Blattlausindividuen (Weibchen und Männchen) vertheilt. (Trennung der Geschlechter.)
Aus je einem Oogonium wird unter Reifungserscheinungen ein befruchtungsfähiger Makrogamet.	Aus je einem Oogonium wird ein reifer, befruchtungsfähiger Makrogamet. (Reifungserscheinungen unbekannt.)	Aus je einer Oocyte wird unter Reifungserscheinungen (Ausstossung der Reductionskörperchen) eine reife, befruchtungsfähige Eizelle.

Coccidium, Darmzellenparasit. Einfaches einzelliges Protozoon, Protozoenindividuum	Volvox, Süsswasserbewohner. Coloniebildendes Phytoflagellat = Protophytencolonie	Blattlaus, Pflanzenschmarotzer, Metazoon (= Zellenstaat) aus der Arthropodenabtheilung der Hexapoda
Aus je einem Antheridium entstehen durch Conitomie (Zerfalltheilung) mehrere, bewegliche, mit Geisseln ausgerüstete, befruchtungsfähige Mikrogameten.	Aus je einem Antheridium entsteht durch wiederholte Zweitheilung eine Anzahl beweglicher, mit Geisseln ausgerüsteter, befruchtungsfähiger Mikrogameten.	Aus je einer Spermatocyte entsteht durch wiederholte Zweitheilung eine Anzahl beweglicher, Geisseln tragender, befruchtungsfähiger Spermatozoen.
Je ein Makrogamet verschmilzt mit nur einem Mikrogameten, wobei auch die beiden Kerne verschmelzen (Karyogamie, Copulation, Befruchtung).	Je ein Makrogamet verschmilzt mit nur einem Mikrogameten, auch die beiden Kerne verschmelzen (Karyogamie, Copulation, Befruchtung).	Je ein befruchtungsfähiges Ei verschmilzt mit nur einem Spermatozoon, wobei Eikern und Samenkern verschmelzen (Befruchtung).
Das Product der Verschmelzung ist eine Zygote, die, indem sie sich encystirt, als Cystozygote gegen äussere Einflüsse widerstandskräftig ist, eintrocknen kann und zur Infection neuer Wirthe dient.	Das Product der Befruchtung ist eine resistente Cystozygote, die eintrocknen, den Winter überdauern und im Frühjahr wieder aufleben kann.	Das Product der Befruchtung ist das befruchtete Ei, das als Dauerei oder Winterei sich mit einer resistenten Eimembran umgiebt und überwintert, um im Frühjahr frisch knospende Blätter und Blüthenknospen zu inficiren.
Aus der Zygote wird im Darm des neuen Wirthes ein Amphiont, der sich durch Conitomie vermehrt (Amphigonie). Die so entstehenden Gymnosporen werden zu einer ersten Generation von Mononten.	Aus der Zygote wird durch fortgesetzte Theilung eine neue Volvoxcolonie, einer ersten sich parthenogenetisch fortpflanzenden Sommergeneration angehörig.	Aus den befruchteten Wintereiern entwickeln sich im Frühjahr durch fortgesetzte Theilung die Individuen der ersten, sich parthenogenetisch fortpflanzenden Sommergeneration, welche auf den jungen Pflanzentrieben leben.
Der Zeugungskreis ist geschlossen.	Der Zeugungskreis ist geschlossen.	Der Zeugungskreis ist geschlossen.

XIV. Ueber vorübergehende oder dauernde Verbindung oder Verschmelzung von Protozoenindividuen (Bildung von Colonien und Associationen, Plastogamie, Karyogamie, Conjugation und Copulation).

Die Erscheinungen, von denen in diesem Kapitel die Rede ist, sind von sehr verschiedenartiger morphologischer und physiologischer Bedeutung. Wir können sie in folgende drei Hauptgruppen eintheilen:

A. Verbindung von zwei oder mehr Protozoenindividuen derselben Art, ohne nennenswerthe Verschmelzung ihres Protoplasmas und ohne Verschmelzung ihrer Kerne. Bildung von Colonien und Associationen.

B. Vorübergehende oder dauernde Verbindung von zwei oder mehr getrennten Protozoenindividuen einer und derselben Art unter Ver-

schmelzungserscheinungen des Protoplasmas, nicht aber der Kerne. Bildung von Fressgenossenschaften. Plastogamie.

C. Vorübergehende oder dauernde Verbindung von stets nur 2 Protozoenindividuen einer und derselben Art unter Verschmelzungserscheinungen der beiden Protoplasmen und der beiden Kerne. Karyogamie (Copulation und Conjugation).

A. Verbindung von zwei oder mehr Protozoenindividuen derselben Art, ohne nennenswerthe Verschmelzung ihres Protoplasmas und ohne Verschmelzung ihrer Kerne.

Wir können hier wieder zwei Fälle unterscheiden:

a) In dem einen Falle stammen die miteinander verbundenen Individuen von einem und demselben Stammindividuum ab. Solche Verbindungen nennen wir Colonien. Sie kommen gewöhnlich dadurch zu Stande, dass ein Stammindividuum (einer coloniebildenden Rhizopoden-, Infusorien-, Flagellatenart) sich durch Theilung fortpflanzt. Anstatt dass sich nun die beiden Tochterthiere voneinander vollständig loslösen, bleiben sie durch ihre Pseudopodien, oder durch Stiele, oder durch eine gemeinsame Gallerthülle u. s. w. verbunden. So entsteht zunächst eine aus bloss 2 Individuen zusammengesetzte Colonie. Wiederholt sich derselbe Vorgang an beiden Tochterindividuen, so entsteht eine von den 4 Enkelindividuen gebildete Colonie. In derselben Weise kann der Teilungsprocess, wobei die Abkömmlinge miteinander verbunden bleiben, sich vielfach wiederholen, so dass unter Umständen Colonien zu Stande kommen, die aus sehr zahlreichen, vielen Hunderten von Individuen bestehen. Dabei bleiben alle Individuen einer Colonie unter sich gleich, und ein jedes ist in gleicher Weise zur Ausübung aller Lebensfunctionen befähigt, wie irgend ein einzellebendes Protozoon.

Wir haben in einigen der vorhergehenden Kapitel wiederholt von Coloniebildung gesprochen und beschränken uns hier darauf, eine Uebersicht über das Vorkommen der Erscheinung bei den Protozoen zu geben, die keinen Anspruch auf Vollständigkeit macht.

I. Klasse. **Sarcodina.**

II. Unterklasse. **Filosa.**

Mikrogromia socialis Arch.

III. Unterklasse. **Rhizopoda.**

I. Ordnung. Nuda.

Myxodictyum Haeckel, marin.

IV. Unterklasse. **Heliozoa.**

Sphaerastrum fockei Arch. Arten der Gattung. Raphidiophrys Arch.

V. Unterklasse. **Radiolaria,** marin.

A. Porulosa. I. Ordnung. Spumellaria.

Die ganze Abtheilung der Polycyttaria (vergl. Fig. 22 p. 16. Collozoum inerme Haeck.).

II. Klasse. **Flagellata.**

I. Unterklasse. **Euflagellata.**

I. Ordnung. Monadina.

Anthophysa Bory (Fig. 27 p. 19), Cephalothamnium Stein, Cladomonas Stein (Fig. 28 p. 19), Dendromonas Stein, Phalansterium Cienk., Poteriodendron Stein, Rhipidodendron Stein, Spongomonas Stein.

II. Ordnung. Heteromastigoda.

Bicosoeca socialis Lauterb. (Fig. 26 pag. 18).

IV. Ordnung. Euglenoida.

Colacium Ehrbg.

V. Ordnung. Phytoflagellata.

Chrysosphaerella Lauterb. (Fig. 34 F p. 21), Dinobryon Ehrbg. (Fig. 34 D p. 21), Spondylomorum Ehrbg., Syncrypta Ehrbg., Synura Ehrbg., Uroglena Ehrbg. Ferner sämmtliche Volvocinae: Eudorina Ehrbg., Gonium O. F. M. (Fig. 233 u. 234 p. 242 u. 243), Pandorina Ehrbg. (Fig. 235 p. 244), Pleodorina (Fig. 240 u. 241 p. 250), Stephanosphaera Cohn (Fig. 236 p. 245), Volvox Ehrbg. (Fig. 237—239 p. 248 u. 249) und die nahe verwandten Stephanoon Schew. und Mastigosphaera Schew. (Fig. 34 E_1 p. 21).

II. Unterklasse. **Choanoflagellata.**

1. Familie. Codonosiginae.

Alle Gattungen mit Ausnahme von Monosiga und Diplosiga. Vergl. Fig. 37 p. 23 Codonosiga (Codonocladium) umbellatum Stein und Fig. 38 p. 24 Protospongia haeckeli S. K.

2. Familie. Salpingoecinae.

Polyoeca S. K. (Fig. 39 p. 24).

IV. Unterklasse. **Dinoflagellata.**

Ceratium (Fig. 242). Individuen gelegentlich zu Ketten verbunden.

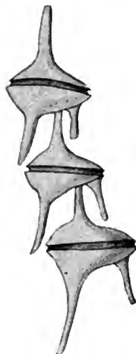


Fig. 242. **Ceratium candelabrum** Stein. Kette von 3 Individuen, $^{175}/_1$. Nach Schütt 1895.

V. Unterklasse. **Catallacta.**

Magosphaera planula Haeckel (Fig. 43 p. 25).

IV. Klasse. **Ciliata.**

III. Ordnung. Heterotricha.

2. Unterordnung. Oligotricha.

Maryna socialis Gruber.

IV. Ordnung. Peritricha.

Carchesium Ehrbg. (Fig. 56 p. 32), Epistylis Ehrbg. (Fig. 164 p. 151), Opercularia Stein, Ophrydium Stein (Fig. 57 u. 58 p. 33), Zoothamnium Ehrbg.

Ueber die biologische Bedeutung der Coloniebildung lässt sich nicht viel sagen. Bei festsitzenden Formen leuchtet der Nutzen für die Erhaltung der Art ein, der ihnen dadurch erwächst, dass sich nicht nur ein Individuum, sondern zahlreiche, der günstigen Existenzbedingungen einer einmal erworbenen Ansiedelungsstätte erfreuen.

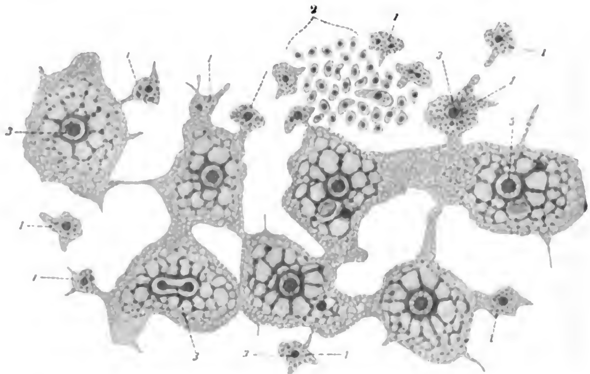


Fig. 243. **Leydenia gemmipara** Schaud. Eine Aggregation von Amöben in conservirtem Zustand. Vergröss. ca. $^{2400}/_{1}$. *1* Knospen z. Th. losgelöst, *2* Haufen von durch Theilung der Knospen entstandenen Knöspchen oder Gymnosporen (Minimalgrösse 3 μ), *3* Kerne. Nach Schaudinn 1896.

b) Während bei der Coloniebildung die durch successive Theilung entstehenden Descendenten eines Stammindividuums miteinander vereinigt bleiben, so vereinigen sich zur Bildung von Associationen oder Aggregationen verschiedene, anfänglich getrennte Individuen einer und derselben Art.

Beispiele. Bei Leydenia gemmipara Schaudinn (1896) vereinigen sich nicht selten mehrere bis zahlreiche (bis 40) Individuen vermittelst Plasmabrücken zu Aggregationen (Fig. 243 u. Fig. 200 p. 189).

Unter den Sporozoen treten bei manchen Gregarinen (z. B. Clepsidrina, Hirmocystis (Fig. 244), Aggregata) 2, 3 oder mehr Individuen zur Bildung einer kettenförmigen, gewöhnlich einreihigen, seltener sich gabelnden Association zusammen. Dabei hängt sich der Protomerit je eines Individuums an das Hinterende des Deutomeriten eines anderen

Individuums an. Das vorderste Individuum einer Kette heisst Primit, die darauf folgenden heissen Satelliten. Die Bedeutung der Erscheinung ist unbekannt.

Zwei vereinigte Individuen können sich zusammen encystiren und sich nachher, ein jedes für sich, durch wiederholte Conitomie fortpflanzen. Ob es bei paarweise encystirten Gregarinen auch zu einer wahren Karyogamie kommen kann (WOLTERS 1891) ist neuerdings wieder fraglich geworden.

Auch in anderen Abtheilungen der Protozoen dürfte es, sei es gelegentlich, sei es als Regel, zur Bildung von Aggregationen kommen. So constatirte HANS MEYER (1897) bei Monas sociabilis die Bildung von Colonien von 2 und mehr bis 50 Exemplaren durch Zusammentreten ursprünglich getrennter Individuen.

B. Vorübergehende oder dauernde Verbindung von zwei oder mehr getrennten Protozoenindividuen einer und derselben Art unter Verschmelzungserscheinungen des Protoplasmas, nicht aber der Kerne.

I. Bildung von Fressgesellschaften, die zum Zwecke hat, mit vereinten Kräften eine solche Beute als Nahrung zu bewältigen, die für ein einzelnes Individuum zu gross wäre, wurde bei Heliozoen beobachtet. Zwei, drei, vier oder mehr Individuen, die sich treffen, verschmelzen mit den sich begegnenden Pseudopodien. Sie umschliessen zusammen einen grösseren Nahrungsbissen. In den verschmolzenen Pseudopodien werden die Axenfäden resorbirt. Die Pseudopodien verkürzen sich und dadurch werden die Individuen der Gesellschaft einander näher gerückt, bis sie zunächst mit ihrem Exoplasma, dann mit ihrem Endoplasma verschmelzen. Die Kerne bleiben von diesem Vorgang unberührt. Nach vollendeter Mahlzeit löst sich die Gesellschaft wieder auf.

Im Jahre 1895 konnte JOHNSON in einem besonderen Falle constatiren, dass Actinosphärien, die durch mehrfach fortgesetzte Theilung so klein geworden waren, dass sie allein nicht im Stande waren, die einzig vorhandene Nahrung, Wasserflöhe (Cladoceren) der



Fig. 244. **Hirmocystis polymorpha** LÉGER. Association. Nach LOUIS LÉGER 1892.

Gattung Bosmina, zu bewältigen sich nur dadurch vor dem Hungertode bewahrten, dass sie sich zu solchen gemeinsamen Fressgesellschaften vereinigten.

Eine ähnliche Art der Nahrungsaufnahme hat HAECKEL schon 1868 bei Protomyxa aurantiaca beobachtet. Er konnte bei den durch Conitomie entstandenen amöboid gewordenen Schwärmern dieser Form (vergl. p. 203) unter seinen Augen die Bildung von „Plasmodien“ durch Verwachsung (Concrescenz) von zwei oder mehreren Amöben unmittelbar verfolgen. Bisweilen geschah es, dass 2 Amöben, welche eine Navicula (Kieselalge) an entgegengesetzten Enden erfasst hatten und sich über dieselbe herüberzogen, bei der Begegnung in der Mitte in eine einzige zusammenflossen. Nach erfolgter Verdauung zog sich die vereinigte Plasmamasse als ein einziges amöbenartiges Individuum von der entleerten Kieselschale zurück. Aber auch an freien Amöben konnte er die Verschmelzung beobachten. Wahrscheinlich sind die grossen erwachsenen Protomyxaindividuen Plasmodien, die in dieser Weise entstehen.

Nahrungsaufnahme durch mehrere vereinigte Individuen wurde auch bei Protomonas HAECKEL und Vampyrella CIENK. beobachtet und schliesslich gehört bis zu einem gewissen Grade auch Leydenia gemmipara SCHAUD. in diese Kategorie von Lebewesen.

II. Eine ganz ähnliche Erscheinung ist die Plastogamie (eigentlich besser „Plasmogamie“), nur dass sie in keiner Beziehung zur Nahrungsaufnahme steht. Sie ist vielleicht eine Vorstufe der Karyogamie oder Conjugation. Die Plastogamie kann eine vorübergehende oder dauernde sein. Eine scharfe Grenze gegenüber der Bildung von Aggregationen oder Associationen lässt sich nicht ziehen. Sehr beachtenswert ist die Suggestion, dass es sich bei der Vereinigung getrennter Individuen um taktische (chemotaktische?) Reizwirkungen handelt. Während in einigen Fällen der Plastogamie die Fortpflanzung auf dem Fusse folgt, scheint in anderen Fällen nicht die geringste Beziehung zwischen beiden Erscheinungen zu bestehen. Plastogamie wurde besonders bei Sarkodinen (Thekamöben, Foraminiferen, Heliozoen) beobachtet. Wahrscheinlich kommt sie auch bei Myxosporidien (Sphaeromyxa, Myxoproteus, DOFLEIN 1898) unter den Sporozoen vor, die durch ihre Filopodien- resp. Lobopodienbildung so sehr an Sarkodinen erinnern.

Die plastogame Verbindung von zwei oder mehr, oft zahlreichen Individuen ist bald nur eine lockere (wenn sich nur die Pseudopodien daran betheiligen), bald eine intimere, wenn die Verschmelzung sich auch auf das Ektoplasma oder gar das Endoplasma ausdehnt.

In allen Fällen bleiben die Kerne selbständig.

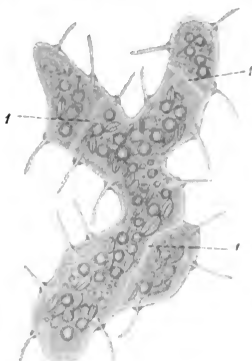


Fig. 245. **Trichosphaerium sieboldi** SCHN., $^{250}/_{1}$. Plastogamie der Mononten; an 3 Stellen (bei *1*) ist die Hülle, welche die einzelnen Individuen trennt, noch erhalten. Nach SCHAUDINN 1899.

Dieses letztere Verhalten lässt sich sehr schön bei Trichosphaerium demonstriren, jener vielkernigen Sarkodinenform, deren Zeugungskreis in einem vorhergehenden Abschnitt ausführlich geschildert worden ist (pag. 197). Nur die Mononten sind zur Plastogamie befähigt. SCHAUDINN hat bis zu 10 Mononten sich zu grossen Verschmelzungsproducten vereinigen sehen, wobei die die einzelnen Individuen trennenden Gallerthüllen allmählich verschwanden (Fig. 245). Das Plasma der einzelnen Individuen wird aber nicht durch Strömungen durcheinander gerührt. Die Kerne bleiben gesondert. In einem Individuum sind stets alle Kerne im gleichen Stadium, und kann man durch Auffindung verschiedener Stadien die Grenze zwischen zwei Individuen recht scharf ziehen, besonders leicht, wenn eines der verschmolzenen Thiere in Kernvermehrung begriffen ist, während das benachbarte ruhende Kerne aufweist.

Grosses Interesse beanspruchen die Erscheinungen der Plastogamie, wie sie von SCHAUDINN 1895 bei gewissen marinen Foraminiferen (Patellina, Discorbina) genau erforscht worden sind.

Patellina corrugata WILL. ist ein kalkschaliges, perforates polythalames Foraminifer. Die Schale hat die Gestalt eines Hohlkegels, dessen Wandung durch die helicoid aufgewundene Flucht der Kammern gebildet wird. Der Hohlraum des Hohlkegels würde also der Nabelhöhle eines genabelten Schneckengehäuses vergleichbar sein.

P. corrugata ist während des grössten Theiles ihres Lebens einkernig. Die Vermehrung des Kernes tritt gewöhnlich erst kurz vor der Fortpflanzung ein. Der grosse kuglige Kern liegt in der den Apex der Schale bildenden Embryonalkammer. Die Fortpflanzung geschieht ähnlich wie bei Polystomella. Nach vorausgegangener Kernfragmentirung fliesst sämmtliches Plasma aus der Schale heraus, sammelt sich in der als Brutraum dienenden Nabelhöhle und theilt sich hier in so viele Theilstücke als Kerne vorhanden sind. Die Theilstücke sondern Schale ab und kriechen, nachdem sie eine oder mehrere Windungen angebaut haben, unter der Mutterschale hervor.

Der Fortpflanzung von P. corrugata geht häufig Plastogamie unmittelbar voraus.

Von grossem Interesse ist der Nachweis, dass zur Plastogamie nur zwei (oder mehr) Individuen fähig sind, die noch einen einzigen ruhenden Kern haben. Hat sich bei dem einen oder anderen der zusammentreffenden Individuen der Kern schon zur Vermehrung angeschickt, oder hat er sich schon vermehrt, so erfolgt die Plastogamie nicht. Die Pseudopodien verschmelzen nicht nur nicht miteinander, sondern sie ziehen sich zurück. Dagegen kann man 2 Thiere, deren Kern im ruhenden Zustande in der Embryonalkammer liegt, immer zur Verschmelzung bringen.

Der Vorgang der Plastogamie selbst verläuft, kurz geschildert, folgendermaassen:

Bei zwei sich nähernden Patellinen — es können auch 3, 4 und selbst 5 Individuen sich miteinander vereinigen — kommen zunächst die Pseudopodien in Berührung, dann verschmelzen sie. Durch lebhafte Protoplasmaströmung nach der Berührungsstelle entsteht eine Plasmabrücke zwischen den beiden Individuen. Diese nähern sich einander immer mehr und schliesslich legen sich ihre Schalen so aneinander, dass

ihre Nabelhöhlen einen gemeinsamen Hohlraum bilden. Inzwischen fliesst alles Plasma aus den Schalenkammern heraus und in die gemeinsame Nabelhöhle hinein, wo es einen Klumpen bildet (Fig. 246).

Dann erfolgt die Fragmentirung der beiden Kerne und die Zertheilung des Plasmaklumpens in zahlreiche Teilstücke mit je einem Kern (wie bei der Fortpflanzung nicht plastogamirter Thiere). Wie bei dieser letzteren, sondern die Theilstücke Schale ab und verlassen, nachdem sie eine oder mehrere Windungen angebaut haben, die Bruthöhle, d. h. die beiden vereinigten Nabelhöhlen.

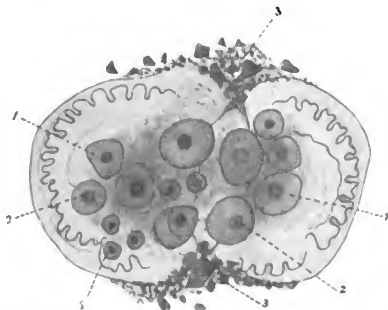


Fig. 246. **Patellina corrugata** Will. Zwei plastogamisch verbundene Individuen in der Bildung von Thekosporen (Embryonen) begriffen, von unten (von der Basis) gesehen. *1* Sporen, *2* ihr Kern, *3* Detritushaufen, welcher zu beiden Seiten zum vollständigen Verschluss der Bruthöhle dient. Nach Schaudinn 1895.

Dass Kerne des einen mit Kernen des anderen Individuums verschmelzen, konnte nicht constatirt werden.

Aehnlich erfolgt die Plastogamie bei Discorbina (globularis d'Orb.) eines mit Rotalia verwandten polythalamen Foraminifers. Die wichtigsten Unterschiede sind folgende: Die beiden zur Plastogamie schreitenden Individuen legen sich so aneinander, dass ihre beiden Schalenmündungen, die häufig noch durch Resorption der Wand erweitert werden, einander gegenüberliegen und die beiden Plasmen durch eine ansehnliche Verbindungsbrücke in Verbindung treten. Die beiden vereinigten Individuen kriechen nun noch lange umher und ernähren sich, bevor sie zur Fortpflanzung schreiten. Die Fragmentirung des Kernes erfolgt dann bei jedem Individuum innerhalb seiner Schale, ebenso die Bildung der Embryonen je um ein Kernfragment. Sodann bilden diese einkernigen Embryonen schon innerhalb der Mutterschale 2 bis 3 Schalenkammern. Beim Auskriechen der Embryonen wird die Mutterschale aufgebrochen. Genau wie bei Patellina erfolgt die Plasmogamie nur zwischen einkernigen Individuen. Kernverschmelzungen finden nicht statt.

C. Vorübergehende oder dauernde Verbindung von stets nur zwei Protozoenindividuen einer und derselben Art, unter Verschmelzungserscheinungen des Protoplasmas und der beiden Kerne.

Diese Erscheinungen werden als Karyogamie der im vorhergehenden Abschnitt behandelten Plastogamie (Plasmogamie) gegenübergestellt. Es sind die Erscheinungen der Conjugation und Copulation. Im verflossenen Decennium hat sich unsere Kenntniss von den feineren Vorgängen bei der Karyogamie und von ihrem Wesen ausserordentlich vertieft. Die nächste Zukunft wird uns wohl noch mehr Licht bringen.

So viel ist jetzt ganz sicher, dass, was man schon früher vermuthete, die Karyogamie ein durchaus dem Befruchtungsprocess der Metazoen entsprechender Vorgang ist.

Wie bei der Befruchtung, so ist auch bei der Karyogamie das Wichtigste die Verschmelzung der chromatischen Kernsubstanzen (oder doch eines Theiles derselben) der beiden in Verbindung tretenden Zellindividuen. Und wie bei den Metazoen die Fortpflanzungszellen, bevor sie befruchtungsfähig werden, Reifungserscheinungen durchmachen, die in der Eliminirung der Hälfte der Chromatinmasse ihrer Kerne besteht, so geht auch bei den Protozoen der Karyogamie oder Conjugation eine Reduction der Chromatinsubstanz der Kerne der beiden Paarlinge (Gameten) voraus.

Dass die Karyogamie keine Fortpflanzung ist, liegt auf der Hand, denn die Zahl der Individuen bleibt dieselbe, wird sogar bei totaler Karyogamie um die Hälfte reducirt.

Dass aber die Karyogamie zu der Fortpflanzung in irgend einer Beziehung steht, lässt sich zur Zeit noch nicht ganz allgemein behaupten. Bisweilen tritt rasch nach der Karyogamie Fortpflanzung ein, bisweilen erst nach einer längeren Ruhepause. Nach den glänzenden, von Maupas an Infusorien angestellten Untersuchungen (man lese das in der monographischen Darstellung von Paramaecium (p. 73, 74 u. ff.) Gesagte nach) wäre die Karyogamie ein Verjüngungsprocess. Die Infusorien können sich nicht ad infinitum durch Theilung vermehren, sondern es treten, wenn nicht von Zeit zu Zeit Karyogamie den Kernapparat verjüngt und auffrischt, die Erscheinungen der senilen Degeneration ein, und schliesslich erfolgt Aussterben der ganzen Descendenz.

Zur Zeit sind wir aber durchaus nicht berechtigt, die Resultate der Maupas'schen Untersuchungen für die ganze Abtheilung der Protozoen zu verallgemeinern.

Ebensowenig lässt sich sagen, dass die von Maupas für Infusorien festgestellten Bedingungen, unter denen fruchtbare Conjugation eintreten kann, bei allen übrigen Infusorien oder gar Protozoen die nämlichen sind. Es sind dies

1) Conjugationsreife. Es existirt in der Reihe der Generationen eine Periode der Conjugationsreife, während welcher allein fruchtbare Conjugationen stattfinden können.

2) Nahrungsmangel.

3) Möglichst entfernter Grad der Verwandtschaft.

Ueberblicken wir die Erscheinungen der Karyogamie bei den Protozoen, so können wir sie von zwei verschiedenen Gesichtspunkten aus betrachten, je nachdem wir das Schicksal der beiden Paarlinge

nach vollendeter Karyogamie betrachten, oder je nachdem wir die Grösse und Organisation der beiden Gameten ins Auge fassen.

Von dem ersten Gesichtspunkte aus können wir unterscheiden 1) die vorübergehende und partielle Verschmelzung der Paarlinge und 2) die dauernde und totale Verschmelzung der Paarlinge oder Gameten.

Im ersteren Falle trennen sich die beiden Paarlinge nach erfolgter Conjugation wieder voneinander, leben für sich weiter und pflanzen sich fort. Der wichtigste Vorgang bei dieser Form der Conjugation, die häufig vorkommt, ist der, dass ein Theilstück des Kernes eines Paarlings mit einem einwandernden Theilstück des Kernes des anderen Paarlings verschmilzt. Der Vorgang ist gegenseitig.

Im letzteren Falle, bei der totalen Karyogamie, geht die Individualität der beiden Gameten in der neuen Individualität des Verschmelzungsproductes, der Zygote, vollständig auf. Der ganze Kern des einen conjugationsreifen Paarlings verschmilzt mit dem ganzen Kern des anderen Paarlings zum einzigen Frischkern (Synkaryon) der Zygote.

Zweifellos ist die totale Karyogamie, oder, wie sie häufig genannt wird, die Copulation, aus der partiellen hervorgegangen. Letztere ist die primitivere Erscheinung; erstere eine in der Richtung des Befruchtungsvorganges der Metazoen weiter gebildete.

Wenn wir nun die Karyogamie vom zweiten Gesichtspunkte aus betrachten, von demjenigen der Grösse und Organisation der beiden Paarlinge (Gameten), so können wir eine Homogamie von einer Heterogamie unterscheiden.

Bei der Homogamie sind die beiden Paarlinge gleich gross und haben dieselbe Organisation. Das ist vielleicht der häufigste Fall bei den Protozoen.

Bei der Heterogamie sind die beiden Paarlinge (Gameten) ungleich gross und häufig (nicht immer) auch ungleich organisirt. Man bezeichnet den grösseren Paarling als Makrogameten, den kleineren als Mikrogameten.

Der Unterschied in der Grösse zwischen Makro- und Mikrogameten kann ausserordentlich beträchtlich werden. Er betrifft aber immer ausschliesslich das Volumen des Protoplasmas. Die Masse der chromatischen Kernsubstanz dürfte in den beiderlei Gameten immer annähernd gleich gross sein.

Der Makrogamet ist in manchen Fällen unbeweglich oder nicht frei beweglich, während dem Mikrogameten die geringe Grösse freiere, ungehindertere Beweglichkeit gestattet, in deren Dienst Cilien oder Flagellen gestellt sind.

Die Heterogamie ist zweifellos aus der Homogamie hervorgegangen. Sie ist ein Schritt in der Richtung nach den differenzirten Fortpflanzungszellen der Metazoen. Bei Volvox z. B. kann man den Makrogameten ebensogut als Ei, den Mikrogameten als Spermatozoon, ihre Conjugation als Befruchtung bezeichnen.

Bei einem grossen Ueberblick über die in Betracht kommenden Erscheinungen erweist es sich, dass die partielle Conjugation immer mit der Homogamie, die totale aber meistens mit der Heterogamie zusammenfällt. Das ist kein zufälliges Zusammentreffen, denn es ist leicht ersichtlich, dass wenigstens die weitgehende Heterogamie

die totale Conjugation (Copulation) geradezu bedingt. Wenn der mit dem Makrogameten conjugirende (ihn befruchtende) Mikrogamet fast kein Protoplasma hat, so hätte er zwar nach der Conjugation genug Chromatinsubstanz, aber nicht genug Protoplasma, um seine individuelle Existenz fortzuführen. Er giebt diese deshalb von vorne herein vollständig auf und geht ganz im Körper des Makrogameten auf. Der wechselseitige Vorgang wird zu einem einseitigen. Die Conjugation von Makrogamet und Mikrogamet stellt sich dann dar als Befruchtung des Makrogameten (des Eies) durch den Mikrogameten (das Spermotozoon).

Vom Gesichtspunkte der Erhaltung der Art mag auf den ersten Blick die totale Conjugation als ein Rückschritt gegenüber der partiellen erscheinen, denn sie ist mit einer Verminderung der Individuenzahl auf die Hälfte verbunden. Der Nachtheil ist aber nur ein scheinbarer, wie sich aus folgender Ueberlegung ergiebt. Die totale Conjugation ist meistens mit Heterogamie verbunden. Die Mikrogameten können aber wegen ihrer geringen Grösse und ihrer spärlichen Ausstattung mit Protoplasma in sehr grosser Anzahl gebildet werden, sodass dadurch, was die Individuenzahl anbetrifft, die durch die totale Conjugation bewirkte Verminderung derselben mehr als aufgehoben wird.

Die Differenzirung der ursprünglich gleichartigen Gameten (Paarlinge) in Makro- und Mikrogameten, die auf einer Arbeitstheilung beruht, lässt sich vielleicht aus biologisch-physiologischen Verhältnissen heraus verstehen.

Einmal ist die Nützlichkeit der Ausbildung zahlreicher, frei beweglicher, ausschwärmender Mikrogameten bei festsitzenden Thieren einleuchtend, da bei dieser Lebensweise die Conjugation, wenn auch nicht immer unmöglich gemacht, so doch sehr erschwert ist. Die durch rasch wiederholte Theilung eines festsitzenden Protozoon entstehenden Mikrogameten lösen sich los, werden frei, schwärmen umher und haben so Chance, gewöhnliche festsitzende Individuen derselben Art anzutreffen und mit ihnen, als mit Makrogameten, zu conjugiren. (Beispiel: die Vorticellinen.)

Ferner ist die Nützlichkeit der Ausbildung kleiner beweglicher Gameten ersichtlich bei coloniebildenden Protozoen. Die Conjugation ist ein Vorgang, der sich zwischen nur 2 Zellindividuen abspielt. Zwischen Zellindividuen von verschiedenen Colonien ist die Karyogamie, wenn nicht unmöglich, so doch sehr erschwert. Die Ausbildung zahlreicher, frei beweglicher Mikrogameten aber erlaubt es, dass diese eine fremde Colonie aufsuchen und antreffen, dass sie sie umschwärmen und dass es so zu Conjugationen zwischen ausschwärmenden Mikrogameten einer Colonie und zurückbleibenden gewöhnlichen, aber gereiften, Individuen (Makrogameten) einer anderen Protozoencolonie derselben Art kommt. (Beispiele: coloniebildende Vorticelliden, Conjugationen bei Volvociden.)

Sehr häufig vollzieht sich bei den Protozoen die Karyogamie oder Conjugation zwischen zwei gewöhnlichen, erwachsenen, d. h. mit allen Organellen, die der Art zukommen, ausgerüsteten Individuen. Doch kann in gewissen Abtheilungen die Conjugation auch zwischen kleinen ganz jugendlichen Individuen erfolgen, die durch rasch fortgesetzte Zweitheilung oder durch Zerfalltheilung eines erwachsenen

Individuums entstanden sind und als Sporen bezeichnet werden. Hier können sich beide oben angeführte Fälle wiederholen, d. h. die conjugirenden Sporen sind unter sich gleich oder sei es in der Grösse, sei es in der Organisation oder in beiden Punkten zugleich verschieden.

Bisweilen erfolgt die Conjugation erst, nachdem sich beide Paarlinge mit einer gemeinsamen Cystenhülle umgeben haben.

Wir wollen nun zur Darstellung der am genauesten untersuchten Conjugationsvorgänge bei Protozoen übergehen, wobei wir jedoch für die complicirten feinsten Vorgänge, die sich am Kernapparat und im Protoplasma abspielen, auf die Originalarbeiten verweisen müssen.

I. Partielle Karyogamie. a) Actinophrys sol. Ehrbg. (Fig. 247). Wir beginnen die genauere Darstellung der Conjugationserscheinungen mit der Schilderung des von Schaudinn 1896 genau verfolgten, wir möchten sagen, fast schematisch einfachen Vorganges der partiellen Karyogamie von Actinophrys sol. Die Form ist einer der bekanntesten Vertreter der Heliozoen, mit einem einzigen, central gelagerten Kern.

Dem Vorgange der Karyogamie geht die beginnende Encystirung voraus, wobei sich zwei oder mehr Individuen gemeinsam encystiren

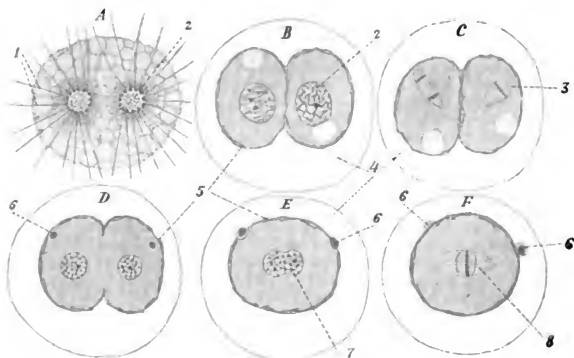


Fig. 247. **Actinophrys sol** Ehrb. Vergr. ca. $^{680}/_{1}$. *A*—*F* Stadien der Conjugation (Karyogamie) nach Präparaten. *A* 2 freischwimmende, conjugirte Individuen, *B* Beginn der Encystirung, *C* Bildung der Richtungs-(Reductions-)Spindeln, *D* Bildung der Richtungskörper vollendet, die reducirten Kerne wieder im Centrum der Gameten, Beginn der Verschmelzung der Gameten, *E* Kernverschmelzung, *F* Ausbildung der ersten Spindel des Synkaryon, welche die erste Theilung der Zygocyste einleitet. Die Richtungskörper haben inzwischen die innere Cystenhülle durchwandert; sie werden jetzt rückgebildet. *1* Axenfäden der Axopodien, *2* Kern, *3* Spindeln zur Bildung der Richtungskörper, *4* dicke, wasserklare Gallerthülle, *5* innere, durch Schrumpfung gefaltete Cystenhülle, *6* Richtungs-(Reductions-)Körperchen, *7* Synkaryon = durch Verschmelzung der beiden Gametenkerne entstehender Frischkern, *8* erste mitotische Theilung des Synkaryon. Nach Schaudinn 1896.

können. Wenn sich grössere Actinophrys-Gesellschaften in einer gemeinsamen Gallerthülle encystiren, so erfolgt die Conjugation doch immer nur zwischen zwei paarweise vereinigten Individuen.

Wir wählen den einfachen Fall eines einzigen sich encystirenden Paares.

Bei der Encystirung sinkt das Actinophrys-Paar zu Boden und umgiebt sich unter Einziehung der Pseudopodien mit einer dicken, wasserhellen Gallerthülle. Die Axenfäden der Pseudopodien werden rückgebildet. Die pulsirende Vacuole erhält sich noch eine Zeit lang.

Innerhalb der gemeinsamen Hülle sondert nun jedes Individuum eine besondere Membran auf der Oberfläche seines Zellenleibes ab.

Jetzt tritt der Kern eines jeden Paarlings in mitotische Theilung und rückt dabei gegen die Oberfläche, wobei sich die Kernspindel mit ihrer Längsaxe senkrecht zur Oberfläche einstellt. Nachdem die Kernhälften sich getrennt haben, rückt die proximale Hälfte in das Centrum der Zelle und bildet sich zum ruhenden Kern um. Die distale Hälfte wird, von wenig Plasma umgeben, zu einer kleinen kugeligen Zelle mit stark färbbarem, als structurloser Chromatinklumpen erscheinendem Kern und geht genau so, wie die Richtungskörper der Metazoeneier, zu Grunde.

Durch diesen Reifungsvorgang wird also in jedem Gameten die Hälfte der Chromatinsubstanz eliminirt.

Erst jetzt erfolgt die Karyogamie.

Der die beiden Paarlinge trennende Theil der Cystenmembran löst sich auf. Es nähern sich die Kerne der beiden Gameten immer mehr, bis sie sich berühren und schliesslich vollständig verschmelzen. Jetzt ist vorübergehend eine einzige grössere, einkernige Cyste entstanden, die sich nun, unter mitotischer Theilung des Kernes, wieder in die beiden Paarlinge theilt, welche sich zu Ruhecysten umbilden.

Die Karyogamie von Actinophrys lässt sich nun freilich ebensogut als totale Conjugation auffassen. Durch totale Conjugation der beiden Gameten entsteht eine Cystozygote, die sich unter mitotischer Theilung des Synkaryons durch Zweitheilung fortpflanzt. Die beiden Tochterthiere encystiren sich und werden zu Ruhecysten.

b) Monocystis magna und M. agilis. Im Wesentlichen ganz so wie bei Actinophrys sol verläuft die Reifung und partielle Conjugation bei diesen in den Hoden des Regenwurms parasitisch lebenden Gregarinen nach M. Wolters 1891.

Zwei Individuen vereinigen sich (Fig. 248), ziehen sich kuglig zusammen und sondern eine gemeinsame Cystenhülle ab. Der Kern jedes Paarlings wandert gegen die Peripherie und theilt sich mitotisch. Die eine Kernhälfte wird als Reductionskörperchen ausgestossen, während die andere ins Innere des Paarlings zurücktritt und wieder die Beschaffenheit des ruhenden Mutterkernes annimmt.

Nach Ausstossung der Reductionskörperchen bildet sich um beide Paarlinge eine zweite (innere) Hülle.

Wo die beiden Paarlinge sich berühren, verschmelzen nun ihre Plasmaleiber. Die beiden Kerne streben dieser Verschmelzungsstelle zu, wo sie schliesslich selbst miteinander verschmelzen.

Nachher scheint der so gebildete Frischkern sich wieder zu theilen, derart, dass jeder Paarling wieder einen Kern bekommt. Die beiden

Paarlinge trennen sich wieder, in jedem theilt sich der Kern wiederholt mitotisch, was schliesslich zur Bildung zahlreicher Cystosporen führt.

Anmerkung. Dem Verfasser des Lehrbuches kommt eben eine Abhandlung von L. Cuénot (1899) zu Gesicht, in welcher dieser Forscher des bestimmtesten bestreitet, dass bei paarweise encystirten Monocystis-individuen Richtungskörperchen ausgestossen werden und dass überhaupt eine wahre Karyogamie vorkommt. Jeder Paarling soll sich vollständig unabhängig von dem anderen zur Zerfall-Theilung anschicken und sie auch unabhängig durchführen. Dagegen wird bei der ersten mitotischen Theilung des Gregarinenkernes das in demselben enthaltene grosse chromatische Karyosoma in das Cytoplasma ausgestossen, wo es noch angetroffen wird, wenn schon 7 Kerne gebildet sind.

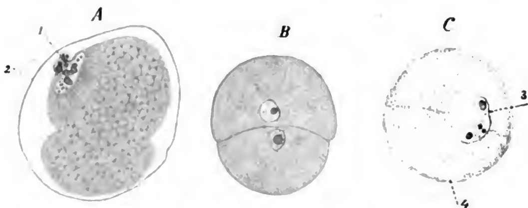


Fig. 248. Schnitt durch **Monocystis magna.** *A* Im oberen Gameten ist der Kern in Theilung getroffen (zur Bildung des Reductionskörperchens). Der Kern des unteren Gameten liegt nicht in der Schnittebene. *B* Nach Bildung der Reductionskörperchen sind die Kerne wieder in die Tiefe ihrer resp. Gameten zurückgekehrt. *C* Verschmelzung der Kerne der beiden Gameten in einer sich bildenden Plasmabrücke zum Synkaryon. *1* Reductionskörperchen, *2* äussere Cystenhülle, *3* Synkaryon, *4* innere Cystenhülle. Nach Wolters 1891, Fig. 248 *B* und *C* sind aus je 2 Abbildungen combinirt, also schematisirt.

c) Noctiluca miliaris Sur. Die Conjugation dieses Cystoflagellaten ist 1891 von C. Ischikawa, leider nicht ausführlich genug, beschrieben worden. Von Reifungserscheinungen wird nichts erwähnt. Die Conjugation kann zwischen activen und zwischen ruhenden Individuen erfolgen. Zwei Individuen legen sich mit der Peristomfurche, oder bei ruhenden Thieren mit derjenigen Stelle der Körperwand aneinander, der das den Kern einschliessende Centralplasma am nächsten liegt. Die beiden Centralplasmen von *A* und *B* fliessen an der Verbindungsstelle zu einer einzigen Plasmamasse zusammen, aber die Kerne *a* und *b* verschmelzen nicht miteinander, sondern bleiben gesondert. Schliesslich fliessen beide Individuen zu einem einheitlichen Körper (Zygote) zusammen. In einem der beiden beobachteten Fälle theilten sich nun die beiden, sehr nahe aneinander gerückten Kerne *a* und *b*, ein jeder für sich, auf mitotischem Wege, *a* in a_1 und a_2, *b* in b_1 und b_2. Nun theilt sich die Zygote wieder in 2 Individuen. „Die Theilung der Kerne geht dann so vor sich, dass die Hälfte von jedem Kern in eines der beiden Theilstücke der Noctiluca übergeht.“ Wenn wir diese Angabe richtig verstehen, so würde ein gegenseitiger Austausch von Kernhälften stattfinden. Einer der möglichen Fälle wäre etwa der: a_1

und b_1 gelangen in das Individuum A, a_2 und b_2 in das Individuum B. Ob a_1 und b_1 zu einem Frischkern des Individuums A, a_2 und b_2 zu einem solchen des Individuums B verschmelzen oder nicht, geht aus der Darstellung nicht hervor, müsste aber angenommen werden.

Nach beendigter Conjugation schreitet jedes Individuum für sich zur Sporenbildung.

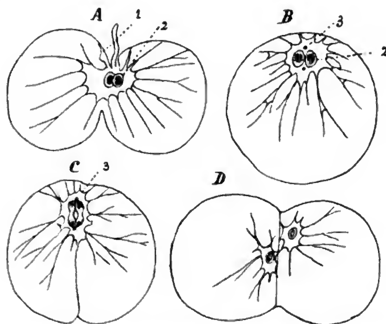


Fig. 249. **Conjugation und Theilung von Noctiluca miliaris** SURIN. *1* Bandgeissel, *2* Kern, *3* Centrosoma. ***A*** Gleich nach der Verschmelzung der 2 Individuen. ***B*** Nach der Conjugation und vor der Theilung. Man sieht 2 Kerne ganz nahe bei einander liegend und Centrosomen an beiden Polen. ***C*** Anfang der Theilung. ***D*** Die Theilung beinahe vollendet. Nach ISCHIKAWA 1891.

d) Ciliata. Wimperinfusorien sind die Untersuchungsobjecte, an denen E. MAUPAS (1886—1889) und R. HERTWIG (1889) ihre klassischen Untersuchungen über die partielle Conjugation angestellt haben, nachdem zuvor BALBIANI, BÜTSCHLI, ENGELMANN u. A. in grundlegender Weise vorgebaut hatten.

Wir verweisen auf die ausführliche Darstellung der Conjugation des am genauesten untersuchten Objectes in der monographischen Behandlung von Paramaecium p. 74 u. ff. und begnügen uns hier mit einer kurzen Zusammenfassung. Vergl. auch Fig. 250.

Die Infusorien haben 2 differente Kerne, einen Makronucleus und einen Mikronucleus. Der Makronucleus functionirt während des vegetativen Lebens, der Mikronucleus bei der Fortpflanzung und Conjugation. Er wird deshalb auch als Sexualkern bezeichnet.

Während der Conjugation beginnt der Makronucleus zu zerfallen, seine Trümmer werden nach vollendeter Conjugation, oft sehr spät nachher, resorbirt. Er spielt also keine active Rolle bei der Conjugation.

Bei der Conjugation legen sich 2 conjugationsreife Infusorien im erwachsenen activen Zustande mit der Cytostomaseite aneinander.

Sodann theilt sich in jedem der beiden Paarlinge oder Gameten (*A* und *B*) der Kleinkern zweimal nacheinander — unter einer Art Mitose — so dass in jedem Paarlinge 4 Abkömmlinge des Kleinkerns entstehen. Von diesen

gehen 3 als Reductionskörperchen zu Grunde, sie werden resorbirt. Der vierte theilt sich wiederum in 2 Kerne, die wir nach ihrem Schicksal, den einen als stationären oder Ruhekern (a_1 in Individuum *A*, b_1 in Individuum *B*), den anderen als Wanderkern (a_2 in Individuum *A*, b_2 in Individuum *B*) bezeichnen. Nun tritt der Wanderkern des einen Paarlings in den Körper des anderen Paarlings hinüber und verschmilzt mit dessen stationärem Kern. Es verschmilzt also in Paarling *A* a_1 mit b_2 und in Paarling *B* b_1 mit a_2. Nachdem so in jedem Paarling ein Frischkern (Synkaryon) gebildet worden ist, trennen sich die beiden Paarlinge wieder. Die partielle und nucleäre Conjugation (Karyogamie) ist vollendet.

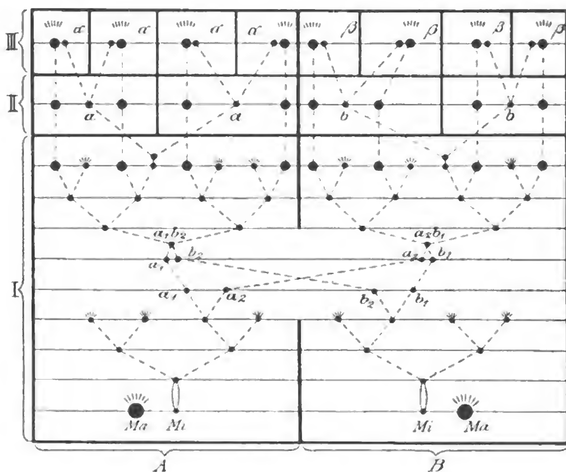


Fig. 250. Schematische Darstellung der Vorgänge am Kernapparat von Paramaecium während der Conjugation und bei den zwei darauf folgenden Paramaeciumgenerationen. Die grossen Tüpfel bedeuten die Makronuclei resp. deren Anlagen, die kleinen Tüpfel bezeichnen die Mikronuclei resp. deren Descendenten. Ist einem Tüpfel eine Krone aus Strichelchen aufgesetzt, so bedeutet das den eintretenden Zerfall und Schwund des dadurch bezeichneten Kernes. *A B* Die beiden Gameten, *a a b b* ihre 4 Tochterthiere, αααα ββββ, ihre 8 Enkelthiere. *I* Gametengeneration, *II* Tochtergeneration, *III* Enkelgeneration. a_1 Stationärer Kern, a_2 Wanderkern von *A*, b_1 stationärer Kern, b_2 Wanderkern von *B*. a_1 b_2 Synkaryon von *A*, a_2 b_1 Synkaryon von *B*. *Ma* Makronucleus, *Mi* Mikronucleus der Gameten. Das Weitere ergiebt sich leicht aus dem Text.

Jedes aus der Conjugation sich befreiende Infusor hat nun aber zunächst nur einen einzigen Kern, den Frischkern, der von den Mikronuclei beider Paarlinge abstammt. Es müssen nun die typischen Kernverhältnisse der Infusorien, ein Makro- und ein Mikronucleus, wieder hergestellt werden. In der schematisch einfachsten Weise würde das in der Weise geschehen, dass der Frischkern in jedem Individuum sich in 2 Kerne theilt, von denen der eine zu einem neuen Mikronucleus, der andere zu einem neuen Makronucleus würde. Ein derartig einfacher Modus der Reconstitution des Kernapparates scheint aber nicht vorzukommen. (Vielleicht doch bei dem Sauginfusor Podophrya fixa?) In Wirklichkeit sind die Verhältnisse complicirter, so dass erst in den durch Theilung entstandenen Individuen der zweiten oder dritten Generation, von der erfolgten Conjugation an gerechnet, der Kernapparat wieder in typischer Weise ausgebildet ist. Vergl. Fig. 250 und Fig. 93 p. 78 u. p. 79.

Die Conjugationsvorgänge bei den Infusorien sind in der neuesten Zeit wiederum von Hoyer (1899) und Prowazek (1899) untersucht worden. Die Untersuchung von Hoyer, an C o l p i d i u m c o l p o d a St. angestellt, bedeutet keinen Fortschritt und giebt der Methode und Interpretation nach zu berechtigten Bedenken Anlass. Eine Verschmelzung von stationärem und herübergewandertem Wanderkern soll nicht stattfinden, vielmehr der Frischkern ausschliesslich aus letzterem hervorgehen. Doch setzt sich der Verfasser am Schlusse mit sich selbst in Widerspruch.

Die Untersuchungen von Prowazek sind an B u r s a r i a t r u n c a t e l l a O. F. M. und S t y l o n y c h i a p u s t u l a t a O. F. M. angestellt. Sie sollen darthun, dass die chromatische Substanz der dem Untergang verfallenden Kerne schliesslich aus dem Körper eliminirt wird. Mit Bezug auf Bursaria wird das Verhalten der neben dem grossen bandförmigen Makronucleus bestehenden zahlreichen Mikronuclei bei der Conjugation aufgeklärt. Die normaler Weise in der Zahl 16—18 vorkommenden Mikronuclei theilen sich auch hier sämmtliche zweimal hintereinander, so dass über 60 Descendenten entstehen, von denen alle bis auf einen zu Grunde gehen, bis auf denjenigen nämlich, der der Verbindungsstelle der Gameten am nächsten liegt. Dieser theilt sich in jedem Gameten in der gewohnten Weise in einen stationären Kern und in einen Wanderkern. Der weitere Verlauf zeigt nichts wesentlich Abweichendes.

Wir haben wiederholt die Bedingungen erwähnt, die nach Maupas' Untersuchungen für das Eintreten einer fruchtbaren Conjugation zwischen 2 Individuen einer und derselben Ciliatenart nöthig sind.

Nun hat, wie schon früher bemerkt, kürzlich (1898) Joukowsky die Frage nach den Bedingungen des Eintrittes der Conjugation bei den Ciliaten einer erneuten Prüfung unterzogen. Dabei hat er an seinen Untersuchungsobjecten die Resultate der Maupas'schen Beobachtungen nicht in allen Punkten bestätigen können.

Es ist hier um so mehr am Platze, auf die zum Theil abweichenden Resultate von Joukowsky wiederum aufmerksam zu machen, als neuestens R. Hertwig — worüber weiter unten berichtet wird — den überraschenden Fall der normalen Karyogamie zwischen nächsten Blutsverwandten (Geschwisterzellen) bei A c t i n o s p h a e r i u m constatirt hat.

Bei 2 getrennten Culturen von P l e u r o t r i c h a l a n c e o l a t a Ehrb., die von 2 Exemplaren herrührten, die aus einer Conjugation hervor-

gegangen waren, konnte JOUKOWSKY nach 8 Monaten noch keine Degenerationserscheinungen nachweisen, obschon die Zahl der Generationen bei der einen Cultur 458 erreicht hatte. Mischungen zwischen den Individuen verschiedener Culturen führten nie zu Conjugationen, obschon J. die Thiere nach den Angaben MAUPAS' hungern liess. Dasselbe hatte übrigens MAUPAS für Stylonychia mytilus festgestellt. Erst nach 9 Monaten, als J. die Versuche abbrach, konnte er abnormale Erscheinungen am Kern beobachten.

Auch bei Paramaecium caudatum (2 Culturen, die eine bis zu 150, die andere bis zu 170 Generationen) konnte J. nicht mit Sicherheit Degenerationserscheinungen am Kern nachweisen, wohl aber Schwund der Cilien an der Oberfläche. Bei P. putrinum scheint nach J. die Conjugationsreife schon nach 7 oder 8 Theilungen einzutreten, also eigentlich immer vorhanden zu sein. Auch spielt bei dieser Art die nahe Verwandtschaft conjugirender Thiere keine Rolle. J. isolirte ein Thier, welches eben conjugirt hatte, und fand schon am 5. Tage unter den Descendenten (über 200 Exemplare) in Conjugation befindliche Thiere. Er isolirte wiederum solche conjugirenden Exemplare und konnte wiederum dasselbe constatiren. Bei weiteren Wiederholungen des Versuches dasselbe Resultat.

Die Angaben von MAUPAS über den Einfluss des Hungers auf den Eintritt der Conjugation bei Infusorien sind dagegen 1899 von R. HERTWIG bestätigt worden.

PROWAZEK bestätigte 1899 für Stylonychia pustulata O. F. M., dass die Nachkommen eines und desselben Thieres nicht miteinander conjugiren. In keiner der Culturen, die von einem einzigen Mutterthier abstammten, trat Conjugation auf. Dagegen liess die Theilungsenergie bald nach, und die Thiere encystirten sich. Bei Vermischung von Culturen trat Conjugation ein.

Unter den Suctorien, deren Kernverhältnisse (Makro- und Mikronucleus) durchaus mit denjenigen der Ciliaten übereinstimmen, ist von MAUPAS 1889 die partielle Conjugation bei Podophrya fixa — jedoch unvollständig — beobachtet worden. Sie verläuft im Wesentlichen wie bei den Wimperinfusorien.

II. Totale Karyogamie (Copulation). A) Homogamie. Homogame totale Verschmelzung ist bei den Protozoen, wie es scheint, eine seltene Form des geschlechtlichen Vorganges der Karyogamie. Sie kommt unter gleich grossen Flagellosporen bei Sarcodinen (z. B. Trichosphaerium, Thekamöben, Heliozoen, Radiolarien?) und Flagellaten (z. B. gewissen Volvocinen) vor.

Was die Thekamöben anbetrifft, so glaubt RHUMBLER (1898), dass die sogenannten Doppelthiere (vergl. p. 91 u. Fig. 251) sicher das Resultat einer karyogamischen Verschmelzung von ursprünglich getrennten Individuen seien. Wir verweisen auf die beistehende Abbildung, die uns einen interessanten Fall vorführt, nämlich Plastogamie zwischen einem einfachen Individuum und einem durch Karyogamie entstandenen Doppelthier von Difflugia lobostoma LEIDY.

Actinosphaerium eichhorni EHRBG. Sehr complicirt und eigenthümlich sind nach den minutiösen Untersuchungen von RICHARD HERTWIG (1898) die Reifungs- und Conjugationserscheinungen dieses vielkernigen Heliozoen. (Was die feineren Veränderungen der verschiedenen

Zellbestandtheile betrifft, die HERTWIG mit grosser Sorgfalt verfolgt hat, müssen wir auf die Originalarbeit verweisen, die für die Zellenlehre überhaupt und im Besonderen für die Kenntniss der Beziehungen zwischen Kern und Centrosoma von grosser Bedeutung ist.)

Den Vorgängen der Reifung und Conjugation von Actinosphaerium geht Encystirung voraus (Vergl. p. 209). Das Thier setzt sich fest, zieht seine Axopodien ein, löst ihre Axenfäden auf, stösst etwa vorhandene Nahrungsballen aus und umgiebt sich, je nach der Gestalt seines eigenen Plasmaleibes, mit einer bald ovoiden, bald kugligen dicken Gallerthülle. Die Vacuolen bilden sich fast vollständig zurück, womit der Unterschied zwischen Rinden- und Marksubstanz verschwindet, wodurch ferner der Körper kleiner, und auch durch die Entwickelung kleiner, ovaler, an Dotterplättchen erinnernder Körperchen und unregelmässiger Kieselstückchen, undurchsichtig wird. Die so gebildete Cyste nennt R. HERTWIG Muttercyste.

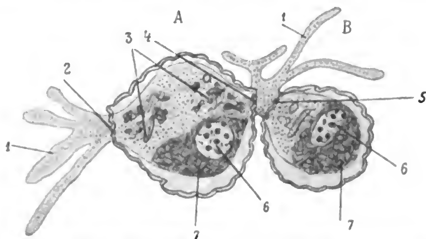


Fig. 251. **Difflugia lobostoma** LEIDY. Ein Doppelthier *A* und einfaches Individuum *B* in plastogamischer Verbindung. *1* Lobopodien, *2* und *4* die beiden Oeffnungen der Doppelschale, *3* Nahrungskörper, *4* siehe *2*, *5* die Oeffnung der einfachen Schale, *6* Kern, *7* perinucleäres Protoplasma. Das Präparat ist im optischen Durchschnitt dargestellt. Nach RHUMBLER 1898.

Nun tritt eine ganz auffallende Reduction in der Zahl der Kerne ein. (Es sei hier daran erinnnert, dass die Zahl der Kerne bei Actinosphaerium sehr variabel ist, sie hängt von der Grösse des Thieres, nicht aber von seinem Alter ab und variirt von ca. 20 im Minimum bis zu ca. 500 im Maximum.) Diese Reduction geht so weit, dass schliesslich nur noch etwa 5 Proz. der ursprünglich vorhandenen Kerne übrig bleiben.

Ueber die Art und Weise, wie diese Reduction stattfindet, ist sich HERTWIG noch nicht ganz klar geworden, und seine Angaben widersprechen nicht unwesentlich den Resultaten der früheren Untersuchung von BRAUER (1894). Doch hält er es schliesslich für wahrscheinlich, dass am Anfang der Encystirung die Kerne paarweise copuliren und dass dann die meisten von ihnen resorbirt werden. Es zerfällt nun der Plasmakörper der Cyste simultan in so viele Theilstücke, als Kerne übrig geblieben sind (Fig. 252 und 211 p. 209). Diese einkernigen Theilstücke sind Cystosporen erster Ordnung (Primärcysten). Bei kleineren Thieren kann der Zerfall in Theilstücke unterbleiben; es wird dann das ganze Thier, bei dem alle Kerne bis auf einen resorbirt wurden, zu einer einzigen, einkernigen Cystospore. Grosse Exemplare können bis zu 20, vielleicht auch mehr Cystosporen erster Ordnung liefern.

Zeitdauer vom Beginn der Encystirung bis zum Ende der Zerklüftung in Cystosporen erster Ordnung: 30—35 Stunden.

Es umgiebt sich nunmehr jede Cystospore erster Ordnung mit einer besonderen Gallerthülle und theilt sich unter mitotischer Theilung ihres Kernes in zwei Cystosporen zweiter Ordnung (Sekundärcysten). Die zahlreichen kleinen Kieselstückchen, die ursprünglich zerstreut im Protoplasma lagen, haben sich inzwischen mehr und mehr in den dadurch lichter werdenden peripheren Schichten angesammelt.

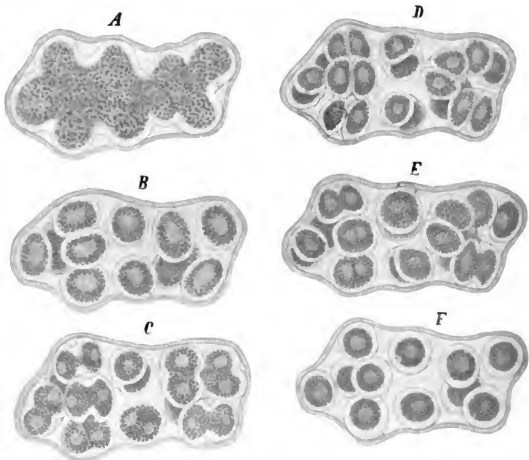


Fig. 252. **Actinosphaerium eichhorni** EHRBG. *A* Muttercyste bei beginnender Abfurchung in die Primärcysten, *B* Abfurchung beendet (nach 6 Stunden), *C* Theilung der Primärcysten in dir Secundärcysten (15 Stunden später), *D* Theilung in die Secundärcysten beendet, Zeit der Richtungskörperbildung (8 Stunden später), *E* beginnende Verschmelzung der Secundärcysten (16 Stunden später), *F* Stadium der sogenannten Keimkugeln (Cystozygoten) (9 Stunden später). Der Vorgang an einem und demselben Exemplar verfolgt. Nach R. HERTWIG 1898. Die Gallerthülle der Muttercyste von mir schematisch eingezeichnet.

Zeitdauer vom Zerfall der Muttercyste in Cystosporen erster Ordnung bis zur vollendeten Theilung der letzteren in Cystosporen zweiter Ordnung: 18—24 Stunden.

Bildung der Reductionskörperchen. Es beginnen jetzt die Reifungserscheinungen an den Cystosporen zweiter Ordnung. Es werden nämlich 2 Reductions- (Richtungs-) Körperchen gebildet nud zwar in folgender Weise: Der Kern der Cystosporen theilt sich mitotisch in 2 Kerne. Der eine dieser beiden Kerne schrumpft durch Flüssigkeitsabgabe. Er wird zu einem homogenen, stark färbbaren Körper, dem ersten Reductionskörper, der in die Rindenschicht gedrängt, und dann nach aussen eliminirt wird, wo er schliesslich zwischen Kieselcyste

und Gallerthülle zu Grunde geht. Der andere Kern aber bleibt zurück und wächst durch Flüssigkeitsaufnahme. Dieser zurückbleibende Kern theilt sich wiederum mitotisch in zwei, von denen wiederum der eine als (zweiter) Reductionskörper ausgestossen wird, während der andere in der Cystospore zurückbleibt. Protoplasma ist am Aufbau der Reductionskörper nicht betheiligt. Die Zahl der das zweite Reduktionskörperchen bildenden Chromosomen ist nur halb so gross, wie beim ersten.

Zeitdauer der Reifungserscheinungen : 12 Stunden.

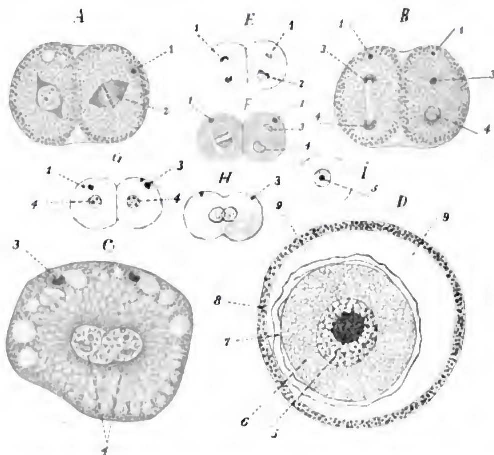


Fig. 253. **Actinosphaerium eichhorni** Ehrbg. **Karyogamie** (Copulation). *A* Das erste Reductionskörperchen (*1*) ist gebildet. Der zurückbleibende Kern (*2*) schickt sich an, durch Theilung das zweite Reductionskörperchen zu bilden. *B* In dem rechtsseitigen Gameten ist diese Theilung vollendet und das zweite Reductionskörperchen (*3*) gebildet. Der zurückbleibende Kern ist der Copulationskern (*4*). *C* Verschmelzung der beiden Gameten; Beginn der Verschmelzung ihrer Kerne. *D* Karyogamie vollendet. Nach R. Hertwig 1898. *E, F, G, H, I* Dieselben Vorgänge schematisch dargestellt. *1* Erstes Reductionskörperchen (Richtungskörperchen), *2* nach dessen Bildung zurückbleibender Kern der Gamete, *3* zweites Reductionskörperchen, *4* nach dessen Bildung zurückbleibender Gametenkern (Copulationskern), *5* Synkaryon, *6* Protoplasma der Cystozygote, *7* Dottermembran (innerste Hülle) der Cystozygote, *8* Kieselhülle, diese würde selbst wieder von der gemeinsamen Gallerthülle aller Cystozygoten umgeben sein, *9* innere Gallerthülle.

Während dieser Reifungsvorgänge blieben innerhalb der gemeinsamen Hülle der Muttercyste die beiden aus je einer Cystospore 1. Ordnung durch Theilung hervorgegangenen Cystosporen 2. Ordnung paarweise vereinigt. Die beiden zu je einem Paare vereinigten Cystosporen 2. Ordnung fangen nunmehr, nachdem sie durch Ausstossung der Reductionskörperchen gereift sind, an, sich als Gameten aufzuspielen. Sie verschmelzen miteinander, Kern mit Kern, Protoplasma mit

Protoplasma (Fig. 252 *E, F*, Fig. 253 *C, H*). Das Verschmelzungsproduct, die Zygote, stellt also die im vollen Umfange wiederhergestellte Cystospore 1. Ordnung dar. Doch unterscheidet sich die Zygote von der Cystospore 1. Ordnung, und zwar nicht nur durch die besprochenen, mit den Reifungs- und Befruchtungsvorgängen verbundenen Veränderungen, welche nach Rückbildung der Richtungskörper kaum noch erkennbar sind, sondern ferner noch durch folgende Punkte:

1) Der Körper der Zygote (Keimkugel Hertwig) hat sich zu einer Kugel von dichterem Bau und geringerem Umfang concentrirt.

2) Die lange Zeit noch erhaltenen letzten Reste von Vacuolen sind geschwunden.

3) Die Kieselstückchen wurden aus dem Protoplasma entfernt und der umschliessenden Gallerthülle in Form einer zusammenhängenden Schicht von innen zugefügt. Dann wurde neue Gallerte ausgeschieden, so dass nun jede Cystozygote von zwei Gallerthüllen umgeben ist, die durch eine Lage von Kieselstückchen voneinander getrennt sind. Dazu kommt noch die gemeinsame Gallertmasse, in welche alle von einem Actinosphaerium herstammenden Zygoten eingebettet sind. Alle diese Hüllen dienen wohl zum Schutz gegen andere Organismen.

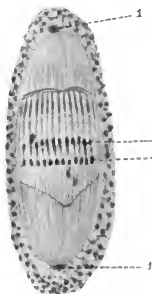


Fig. 254. **Actinosphaerium eichhorni** Ehrbg. Mitose des Kernes bei der Bildung des ersten Richtungskörperchens. Der Richtungskörperpol ist nach aufwärts gewandt. *1* Die Centrosomen, *2* die Chromosomen. Nach R. Hertwig 1898.

4) Die Zygote scheidet schliesslich noch eine innerste, sehr undurchlässige, das Verdunsten verhütende „Dottermembran“ ab.

In dieser definitiv ausgebildeten Cystenhülle verharren die Zygoten in wochenlanger Ruhe, dann kriechen sie aus. Es erweist sich, dass die freigewordenen jungen Thiere 4, 8 oder 12 Kerne enthalten, die mitotisch aus dem Synkaryon entstanden sind. Nun scheinen sie sich erst wieder in einkernige Thiere zu zertheilen, und erst diese wachsen dann zu typischen Actinosphärien aus.

Die geschilderten nach der Encystirung von Actinosphaerium sich abspielenden Vorgänge bieten viel Ungewohntes und Auffälliges.

1) Auffällig ist, wenn sie sich bestätigt, die paarweise Verschmelzung der Kerne gleich nach erfolgter Encystirung und die darauf folgende Resorption der meisten der so entstandenen Kerne. Es ist gleichsam eine provisorische Befruchtung, der dann zunächst die Fortpflanzung (Zerfall der Muttercyste in die Cystosporen 1. Ordnung, ihre Theilung in die Cystosporen 2. Ordnung) und erst nachher die definitive Befruchtung (totale Conjugation der Cystosporen 2. Ordnung) folgt.

2) Am auffälligsten aber ist, dass die Conjugation von Actinosphaerium einen normalen Fall der extremsten Inzucht darzustellen scheint. Denn die beiden conjugirenden Individuen (Cystosporen 2. Ordnung) sind Kinder eines und desselben Elters (Cystospore 1. Ordnung) und Enkel eines und desselben Grosselters (Muttercyste).

Das reimt sich nicht mit den von MAUPAS bei Ciliaten gewonnenen Resultaten und mit vielen Erfahrungen bei anderen Organismen.

Immerhin muss auf die Möglichkeit hingewiesen werden, dass die Kerne der conjugirenden Gameten Chromatinsubstanz verschiedener Herkunft enthalten. Der Kern der Cystospore 1. Ordnung, von dem sie durch Theilung herrühren, ist selbst wieder das Product einer Verschmelzung von 2 Kernen der Muttercyste, die möglicherweise von verschiedenen Individuen abstammen. Denn da Plastogamie bei Heliozoen im Allgemeinen und Actinosphaerium im Besonderen häufig vorkommt, so ist es nicht ausgeschlossen, dass ein sich encystirendes Actinosphaerium früher einmal plasmogamirt hatte, wobei eine Vermengung der Kerne der plasmogamirenden Individuen stattfinden konnte.

HERTWIG erkennt in den Vorgängen der Reifung und Conjugation von Actinosphaerium eine weitgehende Analogie zu den entsprechenden Vorgängen bei den Infusorien. Während der Conjugation der Infusorien, sagt er, wird ihr Makronucleus aufgelöst; ihre Mikronuclei hingegen bilden Reductionskörper und werden, nachdem sie hierdurch ihre Reife erreicht haben, zu Befruchtungsprocessen verwandt. Bei den Infusorien könne man somit zweierlei Kerne unterscheiden: 1) Geschlechtskerne, d. h. die Mikronuclei, und 2) bei den Conjugationsprocessen unbetheiligte Kerne, die Makronuclei, die früher oder später resorbirt werden. Die Kerne, welche beim encystirten Actinosphaerium nach Schluss der Vorgänge der Resorption zurückbleiben, welcher die meisten Kerne anheimfallen, lassen sich den Mikronuclei der Infusorien vergleichen. Sie bilden Reductionskörper und werden zur Conjugation verwandt, sind also Geschlechtskerne. Die zu Grunde gehenden Kerne aber gleichen den Makronuclei.

Totale homogame Conjugation ist auch bei Flagellaten, Suctorien (Podophrya cyclopum) und bei Hämosporidien beobachtet worden. Ueber die feineren Vorgänge weiss man so gut wie nichts.

B) Heterogamie. Verschmelzung zwischen zwei verschieden grossen und verschieden organisirten Gameten (Makro- und Mikrogameten) scheint der häufigste Fall totaler Conjugation (der Copulation) zu sein. Sie ist bei Vorticellinen, Coccidien und Hämosporidien genauer beobachtet worden, kommt aber auch bei den Volvocinen und höchst wahrscheinlich den coloniebildenden Radiolarien vor.

a) Vorticellinen (MAUPAS 1889, WALLENGREN 1899). Die festsitzenden, meist gestielten und häufig coloniebildenden Vorticellinen zeigen die nämliche Differenzirung des Kernapparates, wie die übrigen Ciliaten. Sie besitzen einen hufeisenförmigen Makronucleus und einen Mikronucleus.

Zur Zeit der Conjugationsreife verhalten sich die Vorticellinenindividuen verschieden. Die einen bleiben unverändert und spielen bei erfolgender Conjugation die Rolle von Makrogameten. Andere theilen sich zweimal rasch hintereinander, ohne dass auf die Theilung ein Wachsthum folgte. Die Folge davon ist, dass jeder der 4 Descendenten nur den vierten Theil der Grösse eines gewöhnlichen Individuums, eines Makrogameten, hat. Diese kleinen Individuen spielen die Rolle von Mikrogameten, sie ziehen die Peristomscheibe zurück, bilden den hinteren Wimperkranz aus, lösen sich los und schwärmen umher.

Begegnet ein Mikrogamet einem conjugationsreifen Makrogameten (gewöhnliches Individuum) derselben Art, so befestigt er sich mit seinem Hinterende, mit Hülfe des hinteren Wimperkranzes, seitlich am Körper desselben und beginnt mit ihm zu verschmelzen (Fig. 255). Der

hintere Wimperkranz erlahmt, wird unbeweglich und verschwindet schliesslich, wahrscheinlich durch Resorption. Auch die contractile Vacuole, das Vestibulum und die Vestibularcilien verschwinden. Der Peristomapparat erleidet gewisse, hier nicht näher zu schildernde Veränderungen. Das gesammte Endoplasma und die Kerne des Mikrogameten werden in den Makrogameten aufgenommen. Der reducirte Mikrogamet, der nun nur noch aus dem Ektoplasma mit der geschrumpften Pellicula besteht, wird schliesslich abgeworfen. Die Conjugation ist also nicht eine vollständig totale.

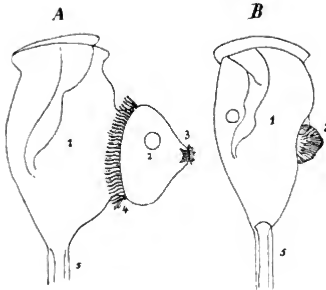


Fig. 255. Totale Conjugation (Copulation) bei **Vorticellinen.** *A* Beginn der Verschmelzung. *B* Ihr letztes Stadium. *1* Makrogamet, *2* Mikrogamet, *3* fast geschlossenes Vestibulum, *4* hinterer Wimperkranz des Mikrogameten, *5* Stiel des Makrogameten. Nach Wallengren 1899.

Es sind nun die wichtigen Vorgänge am Kernapparat der beiden conjugirenden Individuen zu besprechen (Fig. 256 *A*—*M*). Sie sind bei dem Makrogameten nicht dieselben wie bei dem Mikrogameten. Vgl. Maupas 1889.

Der Makronucleus freilich zerfällt in beiden Gameten, wie bei den übrigen Infusorien, und seine Trümmer werden schliesslich gänzlich resorbirt. Er spielt also auch hier keine active Rolle bei der Conjugation.

Der Mikronucleus des Makrogameten nun verhält sich folgendermaassen. Er theilt sich wie bei den übrigen Infusorien zweimal hintereinander; von den vier Descendenten gehen drei als Reduktionskörper zu Grunde und werden resorbirt.

Der Mikronucleus des Mikrogameten aber theilt sich dreimal hintereinander, so dass 8 Descendenten entstehen. Da aber nach der ersten Theilung die beiden Tochterkerne wieder zur Grösse des elterlichen Mikronucleus anschwellen, ist jeder der 8 Descendenten des Kleinkernes des Mikrogameten so gross wie jeder der 4 Descendenten des Kleinkernes des Makrogameten. Von den 8 Descendenten des Kleinkernes des Mikrogameten gehen 7 als Reductionskörper zu Grunde, und es erhält sich ebenfalls nur einer.

Nun theilt sich der einzige übrig bleibende Kern des Makrogameten sowohl wie der des Mikrogameten in je zwei, von denen der eine als Wanderkern, der andere als stationärer Kern oder Ruhekern bezeichnet werden kann.

Der Ruhekern des Makrogameten verschmilzt jetzt im Makrogameten mit dem herübergetretenen Wanderkern des Mikrogameten zum Frischkern (Synkaryon) der Zygote.

Der Wanderkern des Makrogameten nähert sich wohl dem Ruhekern des Mikrogameten, verschmilzt aber nicht

m i t i h m. Es gehen beide zu Grunde und werden resorbirt, während der eingeschrumpfte reducirte Mikrogamet selbst abfällt und stirbt.

Die Conjugation ist hier nicht mehr ein wechselseitiger Vorgang, sie beschränkt sich auf die Verschmelzung des Wanderkernes des Mikrogameten (Spermakern) mit dem Ruhekern (Eikern) des Makrogameten im Körper dieses letzteren. D e r M a k r o g a m e t w i r d d u r c h d e n M i k r o g a m e t e n b e f r u c h t e t.

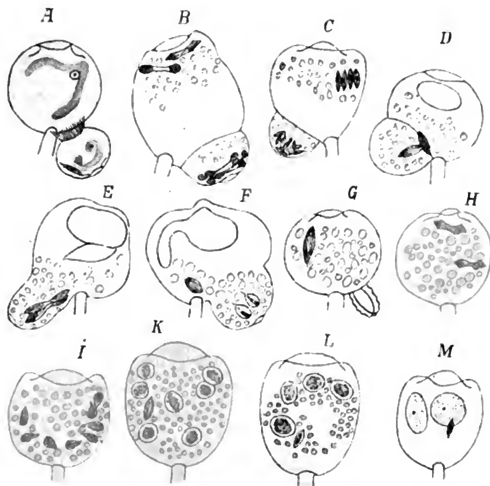


Fig. 256. *A* bis *M* Stadien der **Karyogamie** und der nachfolgenden Reconstitution des Kernapparates von **Vorticella monilata** TATEM, $^{290}/_{1}$. *A* Beginn der Conjugation. Im Mikrogameten schickt sich der Mikronucleus zur Theilung an. *B* Makronucleus in beiden Gameten zerfallen, Kleinkern des Makrogameten in zwei Tochtermikronuclei, derjenige des Mikrogameten in 4 Enkelmikronuclei getheilt, die sich alle wieder zur Theilung anschicken. *C* Im Makrogameten 4 Enkelmikronuclei, im Mikrogameten 8 Urenkelmikronuclei, von den ersteren werden 3, von den letzteren 7 resorbirt, so dass (*D*) in jedem Gameten nur noch einer zurückbleibt. *E* Verschmelzung des Mikrogameten mit dem Makrogameten. Die Kernmitose des ersteren erstreckt sich in den letzteren, die des letzteren in den ersteren hinein, beide Mitosen liegen nebeneinander. *F* Im Makrogameten verschmilzt die hineingetretene Kernhälfte (Wanderkern) des Mikrogameten mit der zurückgebliebenen Kernhälfte (stationärer Kern) des eigenen Kernes zum Synkaryon. In dem Mikrogameten liegen die beiden entsprechenden Kerne nebeneinander, ohne zu verschmelzen, sie werden resorbirt. *G* Synkaryon der Zygocyte in Theilung. *H* Theilung vollendet, die Tochterkerne selbst wieder in Theilung. *I* 8 Enkelkerne, von denen 7 (siehe *K*) zu Makronucleusanlagen, der achte zu dem neuen Mikronucleus wird. *L* Eines der beiden Tochterindividuen der Zygocyte: 1 Mikronucleus und 4 Makronucleusanlagen. *M* Eines der vier durch Theilung entstandenen Enkelthiere der Zygocyte, enthaltend einen Mikronucleus und 2 Makronucleusanlagen. Bei der dritten Theilung, d. h. bei den Urenkeln wird der normale Kernzustand wiederhergestellt: ein Mikro- und ein Makronucleus, welcher letztere Hufeisengestalt annimmt. Nach MAUPAS 1889.

Nach vollzogener Conjugation theilt sich der Frischkern (Synkaryon) der Vorticellinenzygote dreimal hintereinander, so dass schliesslich der Zellkörper 8 Descendenten des Frischkernes birgt. Einer davon wird zum neuen Mikronucleus, die andern 7 sind Anlagen von 8 Makronuclei.

Wenn die befruchtete Vorticelline sich dreimal hintereinander durch Theilung (unter mitotischer Theilung des Mikronucleus) getheilt hat, dann erst sind die 8 Makronuclei auf die 8 Descendenten vertheilt, derart, dass ein jedes Vorticellenindividuum wieder einen normalen Kernapparat (einen Mikronucleus und einen einzigen Makronucleus) besitzt.

b) Coccidien. Totale heterogame Conjugation ist neuerdings auch bei Coccidien beobachtet worden. Wir verweisen zur Orientirung über die Entstehung der Makro- und Mikrogameten auf den Abschnitt, welcher von der Fortpflanzung der Coccidien handelt, p. 219 u. ff.

1) Adelea ovata (Schneid., Schaudinn u. Siedlecki 1897 [Fig. 257]). Ein Mikrogamet legt sich an einen Pol eines erwachsenen, aus einer Makrospore hervorgegangenen Individuums (Makrogamet) an, indem er sich ihm wie eine Kappe anschmiegt. Dann treten bei beiden Gameten Reifungserscheinungen ein.

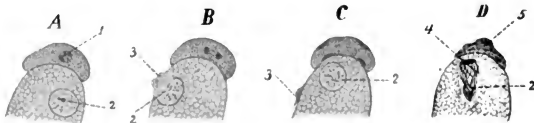


Fig. 257. **Adelea ovata** Schneid. aus dem Darm von Lithobius forcipatus. *A* bis *D* Stadien der Karyogamie (Copulation). *1* Kern des Mikrogameten, der sich bei *B* in zwei Tochterkerne, bei *C* in vier Enkelkerne theilt, *2* Kern des Makrogameten, der bei *B* ein Reductionskörperchen (*3*) bildet und nachher mit einem der Enkelkerne (*4*) des Mikrogameten zum Synkaryon verschmilzt, *5* Rest (Reductionskörper) des Mikrogameten. Nach Schaudinn und Siedlecki 1897.

Im Mikrogameten theilt sich der Kern unter einer Art primitiver Mitose zweimal hintereinander. Die so entstehenden 4 kleinen Kerne kommen an die Oberfläche des Mikrogameten zu liegen.

Im Makrogameten rückt der Kern an die Oberfläche und entleert hier einen Theil seiner Substanz in Form eines stark färbbaren Klumpens nach aussen. Dieses Reductionskörperchen degenerirt allmählich.

Nach Beendigung dieser Reductionsvorgänge rückt der im Makrogameten zurückbleibende Kern in die Nähe des Mikrogameten. Von den 4 Kernen des Mikrogameten rückt nur einer in den Makrogameten, um schliesslich ganz mit dem Kern desselben unter hier nicht näher zu schildernden Veränderungen zu einem Frischkern zu verschmelzen. Die 3 übrigen Kerne müssen als Reductionskörperchen gedeutet werden. Ueber ihr Schicksal und dasjenige der Plasmasubstanz des Mikrogameten wird jedoch nichts Näheres mitgetheilt.

Nach vollendeter Conjugation erfolgen Veränderungen, welche schliesslich zur Ausbildung von Dauersporen (Cystosporen) führen.

2) Coccidium lacazei Labbé (Eimeria schneideri Bütschli) Schaudinn und Siedlecki 1897. Hier tritt der ganze Mikrogamet in den

Makrogameten ein, dessen Kern ebenfalls unversehrt bleibt. Wahrscheinlich findet schon früher, bei der Entstehung des Gameten, eine Reduction der Kernsubstanz statt.

Die Copulation (Fig. 258) erinnert lebhaft an die Befruchtung der Metazoen. Im Gegensatz zu Adelea sind hier die im Vergleich zu dem Makrogameten winzig kleinen Mikrogameten lebhaft beweglich. Durch die schlängelnden Bewegungen ihres Schwanztheiles erinnern sie auffällig an die Spermatozoen von Metazoen. Eine Anzahl Mikrogameten umschwärmt, wie die Spermatozoen das Ei, den einen Pol des Makrogameten; dort bildet sich eine trichterartige Einsenkung, einer Mikropyle vergleichbar. In diese dringt stets nur ein Mikrogamet ein. Sobald er eingedrungen ist, wird auf der Oberfläche eine dicke, doppelt contourirte Membran abgeschieden, und es beginnt die Encystirung. Der Kern des Makrogameten nimmt eine amöboide Gestalt an und entsendet in der Richtung des eindringenden Mikrogameten einen besonders langen Fortsatz. Der aufgelockerte Kern des Mikrogameten verschmilzt nun nach kurzer Zeit mit dem Kern des Makrogameten zum Frischkern (Synkaryon).



Fig. 258. **Coccidium lacazei** LABBÉ (1895) [Eimeria schneideri SCHAUDINN und SIEDLECKI 1897], **Karyogamie.** Von den schwärmenden Mikrogameten dringt einer (*1*) durch eine Art Mikropyle in den Makrogameten ein. *2* Kern des Makrogameten mit Binnenkörper. Nach SCHAUDINN und SIEDLECKI (1897).

Auch bei Coccidium lacazei folgt auf die Conjugation die Bildung von Dauersporen (Cystosporen).

3) Klossia octopiana (Fig. 259) SIEDLECKI 1898. Die totale Conjugation vollzieht sich in ähnlicher Weise wie bei Coccidium. Ein gewöhnliches, erwachsenes, intracellulär parasitisches Klossia-Individuum spielt sich als Makrogamet auf und conjugirt mit einem durch Sporolation (Conitomie) aus einem anderen ähnlichen Individuum entstandenen Mikrogameten. Die Mikrogameten sind fadenförmig und bestehen fast ausschliesslich aus Chromatin. Sie bewegen sich lebhaft schlängelnd, besitzen aber keine Flagellen.

Eine Reduction der Kernsubstanz unmittelbar vor der Conjugation wurde nicht beobachtet. Nach Ansicht von SIEDLECKI geschieht eine solche bei dem Makrogameten durch Auflösung eines Theiles der chromatischen Substanz im Kernsaft, bei den Mikrogameten dadurch, dass sie (die Mikrogameten) in grosser Zahl und rasch aus einer einzigen Zelle (Antheridium) gebildet werden.

Die Ausbildung von beweglichen oder unbeweglichen Mikrogameten ist jetzt für mehrere Gattungen und Arten von Coccidien festgestellt. Wichtig ist der zuerst von LÉGER 1898 und WASIELEWSKI 1898 gelieferte Nachweis, dass die beweglichen Mikrogameten gewisser Coccidien Geisseln besitzen. Der kommaförmige, fast ausschliesslich aus Chromatin bestehende Körper solcher Mikrogameten trägt bei gewissen Formen an seinem verdickten Vorderende 2 Geisseln, bei andern eine vorn und eine hinten. Damit wurde zum ersten Male das Vorkommen von Geisseln innerhalb des Lebenscyclus von Sporozoen festgestellt.

Die Untersuchungen über den Copulationsprocess bei Coccidien, über die im Vorstehenden referirt worden ist, stammen aus den Jahren 1897 und 1898. Inzwischen hat SCHAUDINN (1900) seine eingehende Arbeit über Coccidium schubergi veröffentlicht, über die p. 219 u. ff.

ausführlich berichtet worden ist. Die Vorgänge vor, während und nach der Copulation der Mikro- und Makrogameten wurden dort im Zusammenhang mit der Darstellung des ganzen Zeugungskreises der untersuchten Art eingehend dargestellt. Indem wir auf diese Darstellung verweisen, machen wir auf die wahrscheinlich gemachte chemotaktische Einwirkung der aus dem Körper des Makrogameten ausgestossenen Chromatinsubstanz auf die Mikrogameten noch ganz besonders aufmerksam.

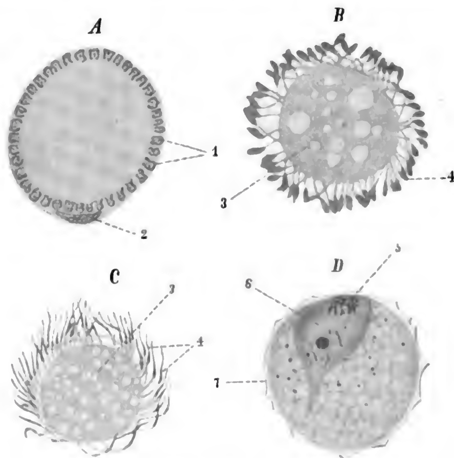


Fig. 259. **Klossia octopiana** SCHNEID. *A, B, C* Bildung der Mikrogameten. *D* Karyogamie (Copulation). Durchmesser 50—170 u. *1* Kerne der zukünftigen Mikrogameten, durch Vermehrung des anfänglich einzigen Kernes entstanden, *2* Kern der Darmepithelzelle von Sepia, die vom Parasiten fast bis zum Bersten ausgedehnt wurde, *3* Restkörper, *4* Mikrogameten, bei *C* fast reif; *5* netzförmige, verästelte Chromatinsubstanz des Kernes des in den Makrogameten eingetretenen Mikrogameten, die mit dem Kerne des ersteren (*6*) verschmilzt. Sofort nach Eintritt des Mikrogameten in den Makrogameten bildete sich eine Cystenmembran (*7*). Nach SIEDLECKI 1898.

c) Haemosporidia. Die neueren Untersuchungen haben über den Vorgang der Copulation von Makro- und Mikrogameten innerhalb dieser Abtheilung einigen Aufschluss gebracht. Man vergleiche besonders den Abschnitt über den Lebenscyclus der Malariaparasiten (p. 234).

d) Radiolaria. Ueber die Ausbildung von Makro- und Mikrosporen bei Radiolarien, besonders der coloniebildenden Polycyttarien, vergl. den Abschnitt über die Fortpflanzung dieser Protozoen durch Zerfall-Theilung (p. 210). Dass die Makro- und Mikrosporen als Makro- und Mikrogameten zur Conjugation bestimmt sind, ist mehr als wahrscheinlich. Doch wurde der Beweis hierfür noch nicht durch directe Beobachtung erbracht.

e) Volvocinae. Vergl. zur Orientirung den Abschnitt über die Fortpflanzung der Volvociden p. 241 u. ff.

Die Conjugationserscheinungen dieser (coloniebildenden) Protophyten lassen sich folgendermaassen gruppiren:

1) Totale Conjugation zwischen frei beweglichen gleichartigen Gameten. Sämmtliche Individuen einer Colonie können durch successive Theilung solche Gameten liefern. Beispiel: Pandorina, Stephanosphaera.

2) Totale Conjugation zwischen Makro- und Mikrogameten, Heterogamie. A. Zu Makrogameten können (ohne Theilung) sämmtliche gewöhnlichen Individuen einer weiblichen Colonie werden. Sie bleiben in der Colonie. Freibewegliche Mikrogameten können sämmtliche Individuen einer männlichen Colonie durch rasch fortgesetzte Theilung liefern. Beispiel: Eudorina.

B. Zu Makrogameten werden (durch einfaches Wachsthum und Differenzirung, ohne Theilung) nur relativ wenige, fruchtbare Individuen (Oogonien) einer hermaphroditischen oder weiblichen Colonie, während die grosse Mehrzahl der Individuen (somatische Individuen) unfruchtbar und unbefruchtbar bleiben. Ebenso sind es nur wenige fruchtbare Individuen (Antheridien) einer hermaphroditischen oder männlichen Colonie, aus denen durch successive Theilung bewegliche Mikrogameten hervorgehen. Beispiel: Volvox. Diese Verhältnisse bei Volvox leiten direct zu denjenigen der Metaphyten und Metazoen hinüber.

Bei allen Volvocinen entsteht aus der totalen Conjugation von zwei (gleichartigen oder ungleichartigen) Gameten eine Zygote, die sich mit einer Cystenhülle umgiebt (Cystozygote) und nach längerem (gewöhnlich den Winter über dauerndem) Ruhezustand durch successive Theilung wieder eine Volvocinencolonie bildet.

Leider sind die Veränderungen und das Schicksal der Kerne der beiden Gameten vor und während der Conjugation noch nicht genügend erforscht.

Uebersicht der wichtigsten Litteratur.

Zusammenfassende Werke. Handbücher. Schriften allgemeinen Inhalts. Untersuchungen, die sich über alle oder mehrere Klassen erstrecken.

1838. **Ehrenberg, Chr. G.,** *Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. Leipzig.*

1841. **Dujardin, Fél.,** *Zoophytes Infusoires (animalcules microscopiques). Suites à Buffon.*

1852. **Perty, Maximil.,** *Zur Kenntniss kleinster Lebensformen nach Bau, Funktionen, Systematik; mit Specialverzeichniss der in der Schweiz beobachteten. Bern.*

1858—1861. **Claparède, E. et Lachmann, J.,** *Études sur les Infusoires et les Rhizopodes. Mém. Inst. Genevois. T. 5. 1858. T. 6. 1859. T. 7. 1861. Auch separat. Genève.*

1869. **Engelmann,** *Beiträge zur Physiologie des Protoplasmas. Pflüger's Arch. Bd. 2.*

1876—1880. **Zittel, Karl A.,** *Handbuch der Paläontologie. Bd. 1. Abth. 1.*

1880. **Bütschli, O.** *siehe 1889.*

1881. **Brandt, Karl,** *Ueber das Zusammenleben von Thieren und Algen. Verhandl phys. Ges. Berlin.*

1880—1882. **Kent, Sav.,** *A manual of the Infusoria. Including a description of all known Flagellate, Ciliate and Tentaculiferous Protozoa. 2 vol. London.*

1882. **Brandt, Karl,** *Ueber die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Thieren. Art. 2. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 4.*

1888. **Verworn, Max,** *Biologische Protistenstudien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46.*

1880—1889. **Bütschli, O.,** *Protozoa. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. 1. Leipzig und Heidelberg.*

Monumentales Hauptwerk, verfasst mit der Gründlichkeit und Sachkenntniss des Gelehrten, der sich auf allen Gebieten der Protozoenkunde durch eigene Untersuchungen hervorgethan hat.

1889. **Verworn, Max,** *Psycho-physiologische Protisten-Studien. Jena.*

1889. —, *Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom. Arch. f. d. gesammte Phys. Bd. 45 u. 46.*

1890. —, *Biologische Protisten-Studien. II. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 50.*

1892. **Frenzel, J.,** *Untersuchungen über die mikroskopische Fauna Argentiniens. I. Die Protozoa. Bibliotheca Zoologica.*

1893. **Schewiakoff, Wl.,** *Ueber die geographische Verbreitung der Süsswasser-Protozoen. Mém. de l'Acad. Scienc. St. Pétersbourg (7) T. 41. No. 8.*

1894. **Haeckel, Ernst,** *Systematische Phylogenie der Protisten und Pflanzen. 1. Theil des Entwurfes einer systematischen Stammesgeschichte. Berlin.*

1895. **Blochmann, Friedr.,** *Die mikroskopische Thierwelt des Süsswassers. Abth. I. Protozoa. 2. Aufl. Hamburg.*

1895. **Braun, Max,** *Die thierischen Parasiten des Menschen. Ein Handbuch für Studirende und Aerzte. 2. Aufl. Würzburg.*

1896. **Delage, Yves, et Hérouard, Edgar,** *Traité de Zoologie concrète. T. I. La cellule et les Protozoaires. Paris.*

Vortreffliche Uebersicht über die Protozoa, mit allen Vorzügen französischer Darstellungsweise.

1897. **Verworn, Max,** *Allgemeine Physiologie. Ein Grundriss der Lehre vom Leben. 2. Aufl. Jena.*
1899. **Schaudinn, F.,** *Ueber den Einfluss der Röntgenstrahlen auf Protozoen. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 77.*
1900. **Eyferth, B.,** *Einfachste Lebensformen des Thier- und Pflanzenreiches. Naturgeschichte der mikroskopischen Süsswasserbewohner. 3. Aufl., von Walther Schönichen und Alfred Kalberlah. Braunschweig.*

Sarkodina.

In Bütschli 1880—1882 ausführliches Litteraturregister für die Rhizopoda bis 1878, für die Heliozoa bis 1879, für die Radiolaria bis 1882. Bis zu diesen Daten sind hier und bei den folgenden Uebersichten nur die grösseren Werke und solche kleinere Abhandlungen verzeichnet, auf die im Text aus irgend einem Grunde ausdrücklich verwiesen wird.

1850. **Carpenter, W. B.,** *On the microscopic structure of Nummulina, Orbitulites and Orbitoides. Quart. Journ. Geol. Soc. Vol. 6.*
1854. **Schultze, Max,** *Ueber den Organismus der Polythalamien, nebst Bemerkungen über die Rhizopoden im Allgemeinen. Leipzig.*
1858. **Müller, Joh.,** *Ueber die Thalassicollen, Polycystinen und Acanthometren des Mittelmeeres. Abh. Kgl. Akad. Wiss. Berlin.*
1858—1861. **Claparède E. et Lachmann, J.,** *Etudes sur les Infusoires et les Rhizopodes. Mém. Inst. Genevois. T. 5. 1858. T. 6. 1859. T. 7. 1861. Auch separat. Genève.*
1862. **Haeckel, Ernst,** *Die Radiolarien (Rhizopoda radiaria). Eine Monographie. Berlin.*
(Gegenüber den späteren Monographien [1887, 1888] als 1. Theil bezeichnet.)
1864. **Carter, H. J.,** *On freshwater Rhizopoda of England and India. Ann. Mag. Nat. Hist. (3) Vol. 13.*
1865. —, *On the fresh- and saltwater Rhizopoda of England and India. Ibid. (3) Vol. 15.*
1865. **Cienkowski, L.,** *Beiträge zur Kenntniss der Monaden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 1.*
1865. **Haeckel, Ernst,** *Ueber den Sarkodekörper der Rhizopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 15.*
1866. **Greeff, Richard,** *Ueber einige in der Erde lebende Amöben und andere Rhizopoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 2.*
1868. **Grenacher, H.,** *Ueber Actinophrys sol. Verhandl. phys.-med. Gesellsch. Würzburg. N. F. Bd. 1.*
1868. **Haeckel, Ernst,** *Monographie der Moneren. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 4.*
1869. **Greeff, R.,** *Ueber Radiolarien und radiolarienartige Rhizopoden des süssen Wassers. Theil 1. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 5.*
1869—1871. **Archer, Wm.,** *On some freshwater Rhizopoda, new or little-known. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 9—11.*
1871. **Cienkowski, L.,** *Ueber Schwärmerbildung bei Radiolarien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 7.*
1874. **Hertwig, Richard.** *Ueber Mikrogromia socialis, eine coloniebildende Monothalamie des süssen Wassers. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 10. Supplementheft.*
1874. — *und* **Lesser, E.,** *Ueber Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 10. Supplementheft.*
1874. **Schulze, Franz Eilhard,** *Rhizopodenstudien. I u. II. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 10.*
1875. —, *Rhizopodenstudien. III, IV u. V. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 11.*
1875. **Greeff, R.,** *Ueber Radiolarien und radiolarienartige Rhizopoden des süssen Wassers. Theil 2. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 11.*
1876. **Cienkowski, L.,** *Ueber einige Rhizopoden und verwandte Organismen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 12.*
1876. **Hertwig, Richard,** *Zur Histologie der Radiolarien. Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Sphärozoiden und Thalassicolliden. Leipzig.*
1876—1877. **Archer, Wm.,** *Résumé of recent contributions to our knowledge of "Freshwater Rhizopoda". Quart. Journ. Micr. Sc. Vol 16 and 17. Part I—V.*
1877. **Schulze, Franz Eilhard,** *Rhizopodenstudien. VI. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 13.*
1879. **Hertwig, Richard,** *Der Organismus der Radiolarien. Jenaische Denkschr. Bd. 2.*
1879. **Leidy,** *Freshwater Rhizopods of North-America. U. St. Geolog. Survey of the Territories. Vol. 12.*

1880. **Bütschli, O.,** *siehe 1882.*

1880. **Schlumberger,** *siehe 1900.*

1881. **Engelmann, Th. W.,** *Ueber den faserigen Bau der contractilen Substanzen, mit besonderer Berücksichtigung der glatten und doppelt schräg gestreiften Muskelfasern. Pflüger's Arch. f. d. ges. Phys. Bd. 25. (Myopodien von Acanthocystis.)*

1880–1882. **Bütschli, O.,** *Sarkodina. Bronn's Klassen und Ordnungen. Bd. 1. Protozoa. Abth. 1. Leipzig u. Heidelberg.*

1882. **Gruber, August,** *Die Theilung der monothalamen Rhizopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 36*

1883. —, *Untersuchungen über einige Protozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 38.*

1883. —, *Ueber Kerntheilungsvorgänge bei einigen Protozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 38.*

1883. **Munier-Chalmas** et **Schlumberger, C.,** *Nouvelles observations sur le dimorphisme des Foraminifères. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. 96.*

1884. **Brady, Henry, B.,** *Report on the Foraminifera dredged by H. M. S. Challenger, during the years 1873–1876. Challenger-Report. Zool. Vol. 9.*
Mit vollständigem Litteraturregister.

1884–1885. **Gruber, August,** *Studien über Amöben. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41. 1885.*

1885. **Brandt, Karl,** *Die coloniebildenden Radiolarien (Sphärozoëen) des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Eine Monographie. Fauna u. Flora d. Golfes von Neapel. XIII. Berlin.*

1886. **Gruber, Aug.,** *Protozoenarbeiten. Ber. naturf. Ges. Freiburg i. Br. Bd. 1. 2.*

1887. **Bütschli, O.,** *siehe 1889.*

1887. **Blochmann, F.,** *Zur Kenntnis der Fortpflanzung von Euglypha alveolata Duj. Morph. Jahrb. Bd. 13. 1888.*

1887. **Haeckel, Ernst,** *Report on the Radiolaria collected by H. M. S. Challenger, during the years 1873–1876. Challenger-Report. Vol. 18.*

1887. —, *Die Radiolarien (Rhizopoda radiaria). Eine Monographie. Theil 2. Grundriss einer allgemeinen Naturgeschichte der Radiolarien. Berlin.*
Theil 1 siehe 1862.

1887–1888. **Schewiakoff, Wl.,** *Ueber die karyokinetische Kerntheilung der Euglypha alveolata. Morph. Jahrb. Bd. 13. 1888.*

1888. **Haeckel, Ernst,** *Die Radiolarien etc. Theil 3. Die Acantharien oder actipyleen Radiolarien. Berlin.*

1888. —, *Theil 4. Die Phäodarien oder cannopyleen Radiolarien. Berlin.*

1887–1889. **Bütschli, O.,** *Protozoa. Bronn's Klassen und Ordnungen. Abth. 3. Infusoria und System der Radiolaria.*

1889. **Famintzin, A.,** *Beitrag zur Symbiose von Algen und Thieren. Mém. de l'Acad. St. Pétersbourg. (7) T. 36.*

1889. **Hofer, Bruno,** *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Kerns auf das Protoplasma. Habilitationsschrift. Jena.*

1889. **Neumayr, M.,** *Die Stämme des Thierreichs. Wirbellose Thiere. Wien u. Prag. Paläontologie von Foraminiferen und Radiolarien.*

1890. **Brandt, C.,** *Neue Radiolarienstudien. Mitth. Verein schlesw.-holst. Aerzte. Heft 12.*

1890. **Pénard, Eugène,** *Die Heliozoen der Umgegend von Wiesbaden. Jahrb. Nassau. Verein f. Naturk. Wiesbaden. Jahrg. 42.*

1890–1891. —, *Études sur les Rhizopodes d'eau douce. Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève. T. 31. 1891.*

1891. **Greeff, R.,** *Ueber Erd-Amöben. Sitzber. Ges. Naturw. Marburg. Biol. Centrabl. Bd. 11.*

1891. **Rhumbler, L.,** *Beiträge zur Kenntniss der Rhizopoden. I. Ueber Entstehung und secundäres Wachsthum der Gehäuse einiger Süsswasser-Rhizopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 52.*

1893. **Broek, E. Van den,** *Étude sur le dimorphisme des Foraminifères et des nummulites en particulièr. Bull. Soc. belge Géologie. T. 7.*

1893. **Schaudinn, Fritz,** *Myxotheca arenilega n. gen. n. sp. Ein neuer mariner Rhizopode. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 57.*

1894. **Brauer, August,** *Ueber die Encystirung von Actinosphaerium Eichhorni Ehrbg. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 58.*

1894. **Johnson, H. P.,** *The Plastogamy of Actinosphaerium. Journ. of Morphol. Vol. 9.*

1894. **Rhumbler, L.,** *Die Herkunft des Globigerina-Einschlusses bei Orbulina universa d'Orb. Zool. Anz. Jahrg. 17.*

1894. —, *Beiträge zur Kenntniss der Rhizopoden. II. Saccammina sphaerica M. Sars. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 57.*

1894. **Schaudinn, Fritz.** *Ueber Kerntheilung mit nachfolgender Körpertheilung bei Amoeba crystalligera. Sitzber. Kgl. preuss. Akad. d. Wiss. Berlin.*
1894. —, *Camptonema nutans n. gen. n. sp., ein neuer mariner Rhizopode. Sitzber. d. Kgl. preuss. Akad. d. Wiss. Berlin.*
1894. —, *Die Fortpflanzung der Foraminiferen und eine neue Art der Kernvermehrung. Vorläufige Mitth. Biol. Centralbl. Bd. 14.*
1894. —, *Ueber die systematische Stellung und Fortpflanzung von Hyalopus n. g. (Gromia dujardini Schultze). Sitzber. Ges. naturf. Freunde. Berlin.*
1895. **Brandt, Karl,** *siehe 1897.*
1895. **Lauterborn, Robert,** *Protozoenstudien. II. Paulinella chromatophora n. gen. n. sp., ein beschalter Rhizopode des Süsswassers mit blaugrünen, chromatophorenartigen Einschlüssen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 59.*
1895. **Lister, J. J.,** *Contributions to the life-history of the Foraminifera. Phil. Trans. R. Soc. London. Vol. 186 B.*
1895. **Rhumbler, L.,** *Ueber die phylogenetische Bedeutung der entosolenen Lageninen. Zool. Anz. Jahrg. 18.*
1895. —, *Entwurf eines natürlichen Systems der Thalamophoren. Vorläuf. Mitth. Nachr. v. d. Kgl. Ges. Wiss. Göttingen. Math.-phys. Kl.*
1895. **Schaudinn, Fritz,** *Ueber die Theilung von Amoeba binucleata Gruber. Sitzber. Ges. naturf. Freunde Berlin.*
1895. —, *Untersuchungen an Foraminiferen. I. Calcituba polymorpha Roboz. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 59.*
1895. —, *Ueber den Dimorphismus der Foraminiferen. Sitzber. Ges. naturf. Freunde Berlin.*
1895. —, *Ueber Plastogamie bei Foraminifera. Sitzber. Ges. naturf. Freunde Berlin.*
1895—1896. **Rhumbler, L.,** *Beiträge zur Kenntniss der Rhizopoden. III. Testaceen ohne secundäres Schalenwachsthum und solche mit secundär wachsender Schale. IV. Cyphoderia margaritacea Schlumb. V. Zur Mechanik und Phylogenie des Schalenaufbaues der Testaceen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 61. 1896.*
1896. **Leyden, E. und Schaudinn, F.,** *Leydenia gemmipara Schaudinn, ein neuer, in der Ascites-Flüssigkeit des lebenden Menschen gefundener, amöbenähnlicher Rhizopode. Sitzber. d. Kgl. preuss. Ak. d. Wiss. Berlin. Bd. 6.*
1896. **Schaudinn, Fritz,** *Ueber das Centralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. (Bonn).*
1896. —, *Ueber die Copulation von Actinophrys sol Ehrbg. Sitzber. d. Kgl. preuss. Akad. d. Wiss. Berlin.*
1896. —, *Heliozoa. „Das Thierreich". Berlin.*
1896. —, *Bau und Fortpflanzung von Leydenia gemmipara n. g. n. sp. Sitzber. d. Kgl. preuss. Akad. d. Wiss. Berlin.*
1896. —, *Ueber den Zeugungskreis von Paramoeba eilhardi n. g. n. sp. Ibid.*
1895—1897. **Brandt, Karl,** *Biologische und faunistische Untersuchungen an Radiolarien und anderen pelagischen Thieren. I. Untersuchungen über den hydrostatischen Apparat von Thalassicollen und coloniebildenden Radiolarien. Zool. Jahrb. Bd. 9. Abth. f. Syst. 1897.*
1897. **Penard, Eugène,** *Sur un Heliozoaire nageur, Myriophrys paradoxa g. n. sp. n. Biblioth. univers. Arch. Scienc. phys. et nat. Année 102. (4) T. 4.*
1897. **Rhumbler, Ludwig,** *Ueber die phylogenetisch abfallende Schalen-Ontogenie der Foraminiferen und deren Erklärung. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges.*
1897—1898. **Schenk, F.,** *Ueber den Einfluss des constanten Stromes auf Amöben. Sitzber. d. physik.-med. Ges. Würzburg.*
1898. **Dreyer, Friedr.,** *Peneroplis. Eine Studie zur biologischen Morphologie und zur Speciesfrage. Leipzig.*
1898. **Ijima, J.,** *On a new Rhizopod parasite of man (Amoeba miurai Ij.). Annot. Zool. Japon. Vol. 2.*
Die Arbeit ist leider im Texttheil unberücksichtigt geblieben.
1898. **Rhumbler, Ludwig,** *Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. I. Bewegung, Nahrungsaufnahme, Defäcation, Vacuolen-Pulsation und Gehäusebau bei lobosen Rhizopoden. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 7.*
1898. —, *Zellleib-, Schalen- und Kernverschmelzungen bei den Rhizopoden und deren wahrscheinliche Beziehungen zu phylogenetischen Vorstufen der Metazoenbefruchtung. Biol. Centralbl. Bd. 18.*
1898—1899. **Hertwig, Richard,** *Ueber Kerntheilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium eichhorni. Abh. d. math.-phys. Kl. d. Kgl. bayr. Akad. d. Wiss. Bd. 19. 1899.*
1899. **Eimer, G. H. Theodor, und Fickert, C.,** *Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Foraminifera. Entwurf einer natürlichen Eintheilung derselben. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 65.*

1899. **Hertwig, Richard,** *Ueber Encystirung und Kernvermehrung bei Arcella vulgaris. Festschr. f. C. v. Kupffer.*
1899. **Schaudinn, Fritz,** *Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphaerium sieboldi Schn. Anhang z. d. Abh. d. Kgl. preuss. Akad. Wiss. Berlin.*
1899. **Scheel, C.,** *Beiträge zur Fortpflanzung der Amöben. Festschr. f. C. v. Kupffer.*
1880–1900. **Schlumberger, Ch.,** *Eine Masse von systematischen und faunistischen Abhandlungen über Foraminifera in den Schriften der Soc. Zool. France, Feuille des jeunes Natural. etc.*

Flagellata (Mastigophora)

Ausführliches Register der Litteratur bis 1883 in Bütschli 1887, ferner für Dinoflagellata in Schütt 1895, für Choanoflagellata in Francé 1897.

1852. **Cohn, Ferdinand,** *Ueber eine neue Gattung aus der Familie der Volvocinen (Stephanosphaera). Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 4. 1853.*
1857. — *und* **Wichura, M.,** *Ueber Stephanosphaera pluvialis. Acta Acad. Caes. Leop Nat. Cur. Vol. 26.*
1858. **Carter, H. J.,** *On fecundation in Eudorina elegans and Cryptoglena. Ann. Mag. Nat. Hist. (3) V. 3.*
1869—1870. **Pringsheim,** *Ueber Paarung von Schwärmsporen, die morphologische Grundform der Zeugung im Pflanzenreiche. Monatsber. d. Kgl. preuss. Akad. Wiss. Berlin. 1870.*
1871. **Haeckel, Ernst,** *Die Catallacten, eine neue Protistengruppe. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 6.*
1875. **Cohn, Ferdinand,** *Die Entwickelungsgeschichte der Gattung Volvox. Cohn, Beiträge z. Biol. d. Pflanzen, Heft 3.*
1875. **Goroschankin, J.,** *Genesis im Typus der palmellenartigen Algen. Versuch einer vergleichenden Morphologie der Familie der Volvocinea. (Russisch.) Mitth. Kais. Gesellsch. naturf. Freunde Moskau. Bd. 16.*
1878. **Bütschli, O.,** *Beiträge zur Kenntniss der Flagellaten und einiger verwandter Organismen. I. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 30.*
1878. **Robin, Ch.,** *Recherches sur la reproduction gemmipare et fissipare des Noctiluques. Journ. de l'anat. et de la physiol. (Pouchet). Ann. 14.*
1878. **Stein, Friedr. von,** *Der Organismus der Infusionsthiere. Abth. III. Der Organismus der Flagellaten oder Geisselinfusorien. 1. Hälfte. Leipzig.*
1880. **Kent, Sav.,** *siehe 1882.*
1881. **Bergh, R. S.,** *Der Organismus der Cilioflagellaten. Morph. Jahrb. Bd. 7.*
1880—1882. **Kent, Sav.,** *A manual of the Infusoria. London. 2 vol. (Enthält auch die Flagellata.)*
1883. **Bütschli, O.,** *siehe 1887.*
1883. **Entz, Gésa,** *Die Flagellata der Kochsalzteiche zu Torda und Szamosfalva. Természetrajzi Füzetek Budapest. Bd. 7.*
1883. **Klebs, Georg,** *Ueber die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. Unters. botan. Inst. Tübingen. Bd. 1.*
1883. **Stein, Friedr. von,** *Der Organismus der Infusionsthiere. Abth. III. 2. Hälfte. Die Naturgeschichte der arthrodelen Flagellaten: Einleitung und Erklärung der Abbildungen. Leipzig.*
1885. **Bütschli, O.,** *Einige Bemerkungen über gewisse Organisationsverhältnisse der sog. Cilioflagellaten und der Noctiluca. Mit einem Beitrag von E. Askenasy. Morphol. Jahrb. Bd. 10.*
1885. **Fisch, C.,** *Untersuchungen über einige Flagellaten und verwandte Organismen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 42.*
1885. **Pouchet, G.,** *Nouvelle contribution à l'histoire des Péridiniens marins. Journ. de l'anat. et de la physiol. (Pouchet) Paris. Année 21.*
1883—1887. **Bütschli, O.,** *Mastigophora. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. 1. Abth. 2. Leipzig u. Heidelberg.*
1887. **Hieronymus, G.,** *Ueber Stephanosphaera pluvialis Cohn. Ein Beitrag zur Kenntniss der Volvocineen. Cohn, Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. Bd. 4. Breslau.*
1887. **Pouchet, G.,** *siehe 1891.*
1887. **Schütt, Franz,** *Ueber die Sporenbildung mariner Peridineen. Ber. Deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 5.*
1888. **Penard, Eugène,** *Contributions à l'étude des Dino-Flagellés. Recherches sur le Ceratium macroceros avec observations sur le Ceratium cornutum. Dissert. Genève.*
1889. **Klein, Ludwig,** *Morphologische und biologische Studien über die Gattung Volvox. Pringsheim, Jahrb. wiss. Bot. Bd. 20.*

1889. —, *Neue Beiträge zur Kenntniss der Gattung Volvox. Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 7.*

1889. **Overton, E.**, *Beitrag zur Kenntniss der Gattung Volvox. Botan. Centralbl. Bd. 39.*

1889. **Pfeffer, W.**, *Ueber chemotaktische Bewegungen von Bacterien, Flagellaten und Volvocinen. Unters. bot. Inst. Tübingen. Bd. 2.*

1890. **Klein, Ludwig**, *Vergleichende Untersuchungen über Morphologie und Biologie der Fortpflanzung bei der Gattung Volvox. Ber. naturf. Ges. Freiburg i. Br. Bd. 5.*

1890. **Miguta, W.**, *Beiträge zur Kenntniss des Gonium pectorale. Botan. Centralbl. Jahrg. 11. Bd. 44.*

1890—1891. **Goroschankin, Joh.**, *Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Chlamydomonaden. Bull. Soc. Nat. Moscou. (2) T. 4 u. 5.*

1887—1891. **Pouchet, G.**, *Weitere Arbeiten über Dinoflagellaten und Noctiluca (1890). Journ. de l'anat. et de la physiol. (Pouchet) Paris.*

1891. **Ischikawa, C.**, *Vorläufige Mittheilungen über die Conjugationserscheinungen bei den Noctiluceen. Zool. Anz. Jahrg. 20.*

1891. **Schilling, August Jacob.** *Die Süsswasser-Peridinien. Flora, allg. bot. Ztg.*

1891. —, *Untersuchungen über die thierische Lebensweise einiger Peridineen. Ber. D. bot. Gesellsch. Bd. 9.*

1892. **Klebs, Georg**, *Flagellatenstudien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 55 (1893).*

1892. **Schütt, Franz**, *Ueber Organisationsverhältnisse des Plasmaleibes der Peridinien. Sitzber. d. Kgl. preuss. Akad. d. Wiss. Berlin.*

1893. **Francé, Rudolf**, *Zur Morphologie und Physiologie der Stigmata der Mastigophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 56.*

1894. **Ischikawa, C.**, *Studies of reproductive elements. II. Noctiluca miliaris Sur.; its division and spore-formation. Journ. of the Coll. of Scienc. Univ. Tokyo. Vol. 6.*

1894. **Levander, K. M.**, *Peridinium catenatum n. sp. Eine kettenbildende Peridinee im Finnischen Meerbusen. Acta Soc. pro Fauna, Flora Fenn. Helsingfors. Bd. 9.*

1894. **Shaw, W. R.**, *Pleodorina, a new genus of the Volvocineae. Bot. Gazette. Vol. 19.*

1894. **Zacharias, O.**, *Ueber den Bau der Monaden und Familienstöcke von Uroglena volvox Ehrbg. Zool. Anz. Jahrg. 17.*

1895. **Lauterborn, Robert**, *Protozoenstudien. I. Kern- und Zelltheilung von Ceratium hirundinella O. F. M. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 59.*

1895. **Schütt, Franz**, *Die Peridineen der Plankton-Expedition. I. Theil. Ergeb. d. Plankton-Exped. d. Humboldt-Stiftung. Bd. 4. Kiel u. Leipzig.*

1897. **Francé, Raoul H.**, *Der Organismus der Craspedomonaden. Budapest.*

1897. **Meyer, Hans**, *Untersuchungen über einige Flagellaten. Revue suisse de Zool. Bd. 5.*

1898. **Kofoid, C. A.**, *Plankton Studies. II. On Pleodorina illinoisensis, a new species from the Plankton of the Illinois River. Bull. Illin. State Lab. Nat. Hist. Urbana. Vol. 5.*

1898. **Kunstler, J.**, *Observations sur le Trichomonas intestinalis Leuckart. Bull. Sc. France et Belg. T. 31.*

1899. **Calkins, Gray N.**, *Mitosis of Noctiluca miliaris and its bearing on the nuclear relations of the Protozoa and Metazoa. Journ. of Morphol. Vol. 15.*

1899. **Ishikawa, C.**, *Further observations on the nuclear division of Noctiluca. Journ. of the Coll. of Science Univ. Tokyo. Vol. 12.*

1899. **Lauterborn, R.**, *Protozoen-Studien. Theil 4. Flagellaten aus dem Gebiete des Oberrheins. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 65.*

1899. **Zacharias**, *Ueber Pseudopodienbildung bei einem Dinoflagellaten. Biol. Centralbl. Bd. 19.*

Sporozoa.

Ausführliches Verzeichniss der Litteratur bis 1881 in Bütschli 1882, ferner für Coccidien in Labbé 1896 und Schaudinn 1900, für Hämosporidien in Schaudinn 1899 und Nuttall 1899, für Myxosporidien in Thélohan 1895 und Doflein 1898, für die Sporozoa als Krankheitserreger des Menschen und der Hausthiere Schneidemühl 1898.

1848. **Kölliker, A.**, *Beiträge zur Kenntniss niederer Thiere. I. Ueber die Gattung Gregarina. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 1.*

1867. **Balbiani, G.**, *Études sur la maladie psorospermique des vers à soie. Journ. de l'anat. et de la physiol. Année 4.*

1870. **Pasteur, L.**, *Étude sur la maladie des vers à soie. 2 T. Paris.*

1871. **Van Beneden, E.**, *Recherches sur l'évolution des Grégarines. Bull. Acad. R. Belgique (2) T. 31.*

1875. **Schneider, Aimé,** *Contributions à l'histoire des Grégarines des Invertébrés de Paris et de Roscoff. Arch. Zool. expér. (1) T. 4.*
1879. **Leuckart, Rudolf,** *siehe 1886.*
1880. **Laveran, A.,** *Communications relatives aux parasites du paludinisme. Acad. de Médecine.*
1880—1882. **Bütschli, O.,** *Sporozoa. Bronn's Klassen und Ordnungen. Bd. 1. Protozoa. Abth. 1. Leipzig u. Heidelberg.*
1884. **Balbiani, E. G.,** *Leçons sur les Sporozoaires. Paris.*
1884. **Schneider, Aimé,** *Ophryocystis Bütschlii, Sporozoaire d'un nouveau type. Arch. Zool. expér. (2) T. 12.*
1879—1886. **Leuckart, Rudolf,** *Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. 2. Aufl. Bd. 1.*
1886. **Schneider, Aimé,** *Grégarines nouvelles ou peu connues. Tablettes zool. Vol. 1.*
1888. **Pfeiffer, L.,** *Beiträge zur Kenntniss der pathogenen Gregarinen. I. Die Mikrosporidien und die Fleckenkrankheit (Pebrine) des Seidenspinners. Zeitschr. f. Hygiene. Bd. 3.*
1889. **Danilewski, B.,** *La parasitologie comparée du sang. 1. Nouvelles recherches sur les parasites du sang des oiseaux. 2. Recherches sur les hématozoaires des Tortues. St. Pétersbourg.*
1891. **Laveran,** *L'Hématozoaire du paludisme. Paris.*
1891. **Pfeiffer, L.,** *Die Protozoen als Krankheitserreger. Jena. 2. Aufl.*
1891. **Wolters, M.,** *Die Conjugation und Sporenbildung bei Gregarinen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37.*
1892. **Gurley, R. R.,** *siehe 1894.*
1892. **Léger, Louis,** *Recherches sur les Grégarines. Thèse Paris u. Tablettes zool. Poitiers. T. 3.*
1892. **Pfeiffer, R.,** *Beiträge zur Protozoenforschung. I. Die Coccidienkrankheit des Kaninchens. Berlin.*
1893. **Mannaberg, Jul.,** *Die Malaria-Parasiten (Haemosporidia), auf Grund fremder und eigener Beobachtungen dargestellt. Wien.*
1892—1894. **Gurley, R. R.,** *The Myxosporidia, or Psorosperms of Fishes and the epidemics produced by them. Report U. S. Comm. Fish and Fisheries.*
1894. **Labbé, Alph.,** *Recherches zoologiques et biologiques sur les parasites endoglobulaires du sang des Vertébrés. Arch. Zool. expér. (3) T. 2.*
1894. **Schewiakoff, W.,** *Ueber die Ursache der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 58.*
1894—1895. **Thélohan, Prosper,** *Recherches sur les Myxosporidies. Bull. scient. France et Belg. T. 26. 1895.*
1895—1896. **Cohn, Ludwig,** *Ueber die Myxosporidien von Esox lucius und Perca fluviatilis. Zool. Jahrb. Bd. 9. Abth. f. Anat. 1896.*
1896. **Labbé, Alph.,** *Recherches zoologiques, cytologiques et biologiques sur les Coccidies. Arch. Zool. expér. (3) T. 4.*
1896. **Wasielewski, von,** *Sporozoenkunde. Ein Leitfaden für Aerzte, Thierärzte und Zoologen. Jena.*
1897. **Schaudinn, F.** und **Siedlecki, M.,** *Beiträge zur Kenntniss der Coccidien. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges.*
1897. **Simond, P. L.,** *L'évolution des Sporozaires du genre Coccidium. Ann. Inst. Pasteur. T. 11.*
1898. **Caullery, Maurice,** et **Mesnil, Félix,** *Sur une Grégarine coelomique présentant, dans son cycle évolutif, une phase de multiplication asporulée. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris (10) T. 5; auch Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. T. 126.*
1898. **Laveran, A.,** *Traité du paludinisme. Paris.*
1898. **Léger, L.,** *Sur la morphologie et le développement des microgamètes des Coccidies. Arch. Zool. expér. (3) T. 6. Notes.*
1898. **MacCallum, W. G.,** *On the Haematozoon infection of Birds. Journ. Exp. Med. Baltimore. Vol. 3.*
1898. **Schneidemühl, Georg,** *Die Protozoen als Krankheitserreger des Menschen und der Hausthiere. Für Aerzte, Thierärzte und Zoologen. Leipzig.*
1898. **Siedlecki, Michel,** *Étude cytologique et cycle évolutif de la Coccidie de la Seiche. Ann. Inst. Pasteur. T. 12.*
1898. **Wasielewski, v.,** *Ueber geisseltragende Coccidienkeime. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. Bd. 24. Abth. 1.*
1898. **Ziemann, Hans,** *Ueber Malaria- und andere Blutparasiten nebst Anhang: Eine wirksame Methode der Chromatin- und Blutfärbung. Jena.*
1898. **Doflein, Fr.,** *Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. III. Ueber Myxosporidien. Zool. Jahrb. Bd. 11. Abth. f. Anat.*

1899. **Cuénot, L.**, *Sur la prétendue conjugaison des Grégarines. Communication préliminaire. Bibliogr. anat. Paris. T. 7.*
1899. **Labbé, Alphonse**, *Sporozoa. „Das Thierreich". Berlin.*
1899. **Nuttall, G. H. F.**, *Die Mosquito-Malaria-Theorie. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. Bd. 25 u. 26.*
1899. —, *Neuere Forschungen über die Rolle der Mosquitos bei der Verbreitung der Malaria. Zusammenfassendes Referat. Ibid. Bd. 25.*
1899. **Schaudinn, Fritz**, *Der Generationswechsel der Coccidien und Hämosporidien. Eine Zusammenfassung der neueren Forschungsresultate. Zool. Centralbl. Jahrg. 6.*
1899. —, *Ueber den Generationswechsel der Coccidien und die neuere Malariaforschung. Sitzber. Ges. naturf. Freunde Berlin.*
1899. **Doflein, Fr.**, *Fortschritte auf dem Gebiete der Myxosporidienkunde. Zusammenfassende Uebersicht. Zool. Centralbl. Jahrg. 6.*
1900. **Grassi, Battista**, *Studi di uno zoologo sulla malaria. Mem. R. Accad. Lincei Classe Scienze fisiche ec. Vol. 3.*
1900. **Ross, Ronald**, and **Fielding-Ould, R.**, *Diagrams illustrating the life-history of the parasites of malaria. Quart. Journ. Micr. Sc. N. S. Vol. 43.*
1900. **Schaudinn, Fritz**, *Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Zool. Jahrb. Bd. 13. Abth. f. Anat.*

Infusoria (Ciliata und Suctoria).

Ausführliches Verzeichniss der Litteratur bis 1887 in Bütschli 1889.

1854. **Stein, Friedr.**, *Die Infusionsthiere, auf ihre Entwickelungsgeschichte untersucht. Leipzig.*
1858. **D'Udekem, J.**, *Mémoire sur les métamorphoses des Vorticelles. Ann. Scienc. nat., Zool. (4) T. 9.*
1859. **Stein, Friedr.**, *Der Organismus der Infusionsthiere nach eigenen Forschungen in systematischer Reihenfolge bearbeitet. Abth. I. Allgemeiner Theil und Naturgeschichte der hypotrichen Infusionsthiere. Leipzig.*
1858—1861. **Claparède, E.** et **Lachmann, J.**, *Etudes sur les Infusoires et les Rhizopodes. Mém. Inst. Genevois. T. 5. 1858; T. 6. 1859; T. 7. 1861. Auch separat. Genève.*
1862. **Engelmann, Th. Wilhelm**, *Zur Naturgeschichte der Infusionsthiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 11.*
1867. **Stein, Friedr.**, *Der Organismus der Infusionsthiere, nach eigenen Untersuchungen in systematischer Reihenfolge bearbeitet. II. Abth. 1. Darstellung der neuesten Forschungsergebnisse über Bau, Fortpflanzung und Entwickelung der Infusionsthiere. 2. Naturgeschichte der heterotrichen Infusorien. Leipzig.*
1865—1869. **Quennerstedt, A.**, *Bidrag till Sveriges Infusorie-Fauna. Acta Univers. Lundensis. I Bd. 2. 1865; II Bd. 4. 1867; III Bd. 6. 1869.*
1869. **Wrzesniowski, August**, *Ein Beitrag zur Anatomie der Infusorien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 5.*
1870. —, *Beobachtungen über Infusorien aus der Umgebung von Warschau. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 20.*
1876. **Bütschli, O.**, *Studien über die ersten Entwickelungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. Abh. d. Senckenb. naturf. Ges. Bd. 10.*
1876. —, *Ueber die Entstehung des Schwärmsprösslings der Podophrya quadripartita Clp. u. Lchm. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 10.*
1876. **Hertwig, Richard**, *Ueber Podophrya gemmipara, nebst Bemerkungen zum Bau und zur systematischen Stellung der Acineten. Morphol. Jahrb. Bd. 1.*
1877. —, *Ueber den Bau und die Entwicklung der Spirochona gemmipara. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 11.*
1877. **Wrzesniowski, August**, *Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 29.*
1878. **Fraipont, Julien**, *Recherches sur les Acinétiniens de la côte d'Ostende. Bull. Acad. Royale Belg. (2) T. 44 et T. 45.*
1878. **Sterki, V.**, *Beiträge zur Morphologie der Oxytrichinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 31.*
1880—1882. **Kent, Sav.**, *A manual of the Infusoria. London.*
1882. **Engelmann, Th. W.**, *Ueber Licht- und Farbenperception niederster Organismen. Arch. f. Physiol. Pflüger. Bd. 29.*
1882. **Kowalevsky, M.**, *Beiträge zur Naturgeschichte der Oxytrichinen. Physiogr. Denkschr. Warschau. Bd. 2. (Polnisch.) Deutscher Auszug von Wrzesniowski. Biol. Centralbl. Bd. 3. 1883/84.*

1883. **Maupas, E.,** *Contributions à l'étude morphologique et anatomique des Infusoires ciliés. Arch. Zool. expér. (2) T. 1.*

1881—1884. **Balbiani, G.,** *Les organismes unicellulaires. Les Protozoaires. Leçons faites au Collège de France. Journ. de Micrgr. Pelletan. Année 5. 6. 7. 8.*

1884. **Entz, Géza,** *Ueber Infusorien des Golfes von Neapel. Mitth. d. zool. Stat. Neapel. Bd. 5.*

1886. **Bütschli, O.,** *Versuch einer morphologischen Vergleichung der Vorticellinen mit verwandten Ciliaten. Morph. Jahrb. Bd. 11.*

1886. **Plate, Ludwig,** *Untersuchung einiger an den Kiemenblättchen des Gammarus pulex lebenden Ektoparasiten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 43.*

1886—1887. **Schuberg, Aug.,** *Ueber den Bau der Bursaria truncatella; mit besonderer Berücksichtigung der protoplasmatischen Structuren. Morph. Jahrb. Bd. 12. 1887.*

1887. **Bütschli, O.,** *siehe 1889.*

1888. **Fabre-Domergue,** *Étude sur l'organisation des Urcéolaires et sur quelques genres d'Infusoires voisins de cette famille. Journ. de l'anat. et de la physiol. (Pouchet). Année 24.*

1888. —, *Recherches anatomiques et physiologiques sur les Infusoires ciliés. Ann. Scienc. Nat. (7) T. 5.*

1888. **Maupas, E.,** *Recherches expérimentales sur la multiplication des Infusoires ciliés. Arch. Zool. expér. (2) T. 6.*

1888. **Rhumbler, Ludwig,** *Die verschiedenen Cystenbildungen und die Entwicklungsgeschichte der holotrichen Infusoriengattung Colpoda. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46.*

1888. **Schuberg, August,** *Die Protozoen des Wiederkäuermagens. I. Zool. Jahrb. Bd. 3. Abth. f. Syst.*

1888. **Stokes, Alfr. C.,** *A preliminary contribution towards a history of the freshwater Infusoria of the United States. Journ. Trenton Nat. Hist. Soc. Vol. 1.*

1887—1889. **Bütschli, O.,** *Infusoria. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. 1. Abth. 3. Leipzig u. Heidelberg.*

1889. **Balbiani, E. G.,** *Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés. Contribution à l'étude du rôle physiologique du noyau cellulaire. Recueil Zool. Suisse. T. 5.*

1889. **Hertwig, Richard,** *Ueber die Conjugation der Infusorien. Abh. Kgl. bayer. Akad. Wiss. München. II. Kl. Bd. 17.*

1889. **Maupas, E.,** *Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés. Arch. Zool. expér. (2) T. 7.*

1889. **Schewiakoff, W.,** *Beiträge zur Kenntniss der holotrichen Ciliaten. Biblioth. zool. Leuckart-Chun. Heft 5. Cassel.*

1890. **Erlanger, R. von,** *Zur Kenntniss einiger Infusorien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 49.*

1890—1891. **Schuberg, August,** *Zur Kenntniss des Stentor coeruleus. Zool. Jahrb. Bd. 4. Abth. f. Anat. 1891.*

1891. **Balbiani, E. G.,** *Sur les régénérations successives du péristome comme caractère d'âge chez les Stentors et sur le rôle du noyau dans ce phénomène. Zool. Anz. Jahrg. 14.*

1891—1892. **Entz, Géza,** *Die elastischen und contractilen Elemente der Vorticellinen. Math.-naturw. Ber. Ungarn. Bd. 10. 1892.*

1892—1893. **Balbiani, E. G.,** *Nouvelles recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés. Ann. Micr. Paris. T. 4. partie 2. ibid. T. 5.*

1892—1893. **Jensen, Paul,** *Ueber den Geotropismus niederer Organismen. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 53. 1893. (Dissert. Jena 1892.)*

1893. —, *Die absolute Kraft der Flimmerzelle. Ibid. Bd. 54.*

1893. **Johnson, Herbert P.,** *A contribution to the morphology and biology of the Stentors. Journ. of Morphol. Vol. 8.*

1893—1894. **Faggioli, Fausto,** *Di alcune azioni chimiche studiate sui Protozoi. Atti Soc. Ligustica Sc. Nat. e Geogr. Nota 1. Anno 4; Nota 2 Anno 5.*

1894. **Greenwood,** *On the constitution and mode of formation of „food vacuoles" in Infusoria as illustrated by the history of the processes of digestion in Carchesium polypinum. Philos. Transact. Roy. Soc. London. Vol. 185.*

1894. **Rompel, Jos.,** *Kentrochona Nebaliae n. g. n. sp., ein neues Infusor aus der Familie der Spirochoninen, zugleich ein Beitrag zur Lehre von der Kerntheilung und dem Centrosoma. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 58.*

1894. **Schewiakoff, W.,** *Ueber die Natur der sogenannten Excretkörner der Infusorien. Ibid. Bd. 57.*

1895. **Eberlein, Richard,** *Ueber die im Wiederkäuermagen vorkommenden ciliaten Infusorien. Ibid. Bd. 59.*

1895. **Ludloff, Karl,** *Untersuchungen über den Galvanotropismus. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 59.*

1895. **Mendelssohn, M.**, *Ueber den Thermotropismus einzelliger Organismen. Ibid. Bd. 60.*

1896. **Ishikawa, C.**, *Ueber eine in Misaki vorkommende Art von Ephelota und über ihre Sporenbildung. Journ. of the Coll. of Science Univ. Tokyo. Vol. 10.*

1896. **Lillie, Frank**, *On the smallest parts of Stentor capable of regeneration. A contribution on the limits of divisibility of living matter. Journ. of Morphol. Vol. 12.*

1897. **Doflein, Franz**, *Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. I. Kentrochona nebaliae Rompel. Zool. Jahrb. Bd. 10. Abth. f. Anat. II. Kentrochonopsis multipara n. g. n. sp., ein Infusor mit multipler Knospung. Ibid.*

1897. **Jennings, H. S.**, *Studies on reactions to stimuli in unicellular organisms. I. Reactions to chemical, osmotic and mechanical stimuli in the ciliate Infusoria. Journ. Physiol. Vol. 21.*

1898. **Joukowsky, D.**, *Beiträge zur Frage nach den Bedingungen der Vermehrung und des Eintritts der Conjugation bei den Ciliaten. Verh. d. naturh.-medic. Vereins Heidelberg. N. F. Bd. 6.*

1898. **Prowazek, S.**, *Protozoenstudien. I. Bursaria truncatella und ihre Conjugation. II. Beiträge zur Naturgeschichte der Hypotrichen. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. 11. 1895—1899.*

1898. —, *Vitalfärbungen mit Neutralroth an Protozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63.*

1899. **Birukoff, Boris**, *Untersuchungen über Galvanotaxis. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 77.*

1899. **Hoyer, H.**, *Ueber das Verhalten der Kerne bei der Conjugation des Infusors Colpidium colpoda St. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 54.*

1899. **Jennings, H. S.**, *The psychology of a Protozoan. Americ. Journ. of Psychol. Vol. 10.*

1899 —, *Studies on reactions to stimuli in unicellular organisms. II. The mecanism of the motor reactions of Paramaecium. Americ. Journ. of Physiol. Vol. 2.*

1899. —, *Studies etc. III. Reactions to localized stimuli in Spirostomum and Stentor. Americ. Naturalist. Vol. 33.*

1899. —, *Studies etc. IV. Laws of chemotaxis in Paramaecium. Americ. Journ. Physiol. Vol. 2.*

1899. **Lindner, G.**, *Die Protozoenkeime im Regenwasser. Biol. Centralbl. Bd. 19. (Paramaeciumcysten).*

1899. **Prowazek, S.**, *Kleine Protozoenbeobachtungen. Zool. Anz. Jahrg. 22.*

1899. **Roux, Jean**, *Observations sur quelques Infusoires ciliés des environs de Genève avec la description de nouvelles espèces. Rev. Suisse de Zool. T. 6.*

1899. **Sand, René**, *Étude monographique sur le groupe des Infusoires tentaculifères. Ann. Soc. Belge Micr. T. 24.*

1899. **Sosnowski, J.**, *Untersuchungen über die Veränderungen des Geotropismus bei Paramaecium aurelia. Anz. Akad. Wiss. Krakau.*

1899. **Wallengren**, *Ueber die totale Conjugation bei Vorticellina. Biol. Centralbl. Bd. 19.*

1900. **Jennings, H. S.**, *Studies on reactions to stimuli in unicellular organisms. V. On the movements and motor reflexes of the Flagellata and Ciliata. Amer. Journ. Physiol. Vol. 3.*

Verweisungen auf Angaben im Text und auf Figuren,

die sich auf solche Protozoenformen beziehen, welche **bei praktischen Kursen in den zoologischen Laboratorien** am häufigsten zur Untersuchung gelangen.

A. Amoeba.

Monographische Darstellung der Gattung, enthaltend Angaben über Vorkommen, Grösse, Consistenz, spec. Gewicht, Bau des Protoplasmas, Lobopodien pag. 35, Kern 36, pulsirende Vacuole, Bewegung 37, Nahrungsaufnahme 38, Verdauung, Defäcation, Excretion 40, Reizbarkeit durch photische Reize 40, durch Röntgenstrahlen, elektrische, thermische, chemische Reize 41, durch mechanische Reize 43, Encystirung, Merotomie 43, Fortpflanzung durch Theilung und durch Sporenbildung 44.

B. Schalen von Foraminifera.

Systematische Uebersicht der Foraminifera pag. 7—14. Uebersicht über die verschiedenen Schalenbildungen, wobei es sich handelt: um das Material, aus dem die Schale besteht, die Oeffnungen der Schale, ihre Kammerung, umbiforme Schalen 91—96, Dimorphismus von Polystomella crispa 207.

C. Skelete von Radiolaria.

D. Gregarinida.

E. Coccidium.

F. Paramaecium.

M. Dendrocometes.

Figurenverzeichniss.

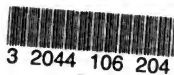
Unter „Gesammtbild“ ist jeweilen eine Figur verstanden, welche auch die innere Organisation, wenigstens zu einem grossen Theil, berücksichtigt. Ein „Habitusbild“ begnügt sich mit der Darstellung der äusseren Erscheinung.

Index.

(Was sich unter dem Gattungsnamen nicht findet, suche man unter dem Familiennamen und umgekehrt.)

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2111

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2111



Date Due

1972